DIE

BEWEGUNG DES FUSSES

DER

LAMELLIBRANCHIATEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT ERLANGEN

VORGELEGT VON

ALBERT FLEISCHMANN

AUS NÜRNBERG.

MIT FÜNF HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG

WILHELM ENGELMANN

1885.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

(Separat-Abdruck aus: Zeitschrift für wissensch. Zoologie. XLII. Band.)

Die vorliegende Untersuchung wurde während des Jahres 1884 im zoologischen Institute der Universität Würzburg ausgeführt und ich erachte es als meine angenehmste Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. Semper, öffentlich den innigsten Dank zu sagen für das aufmunternde Interesse, mit welchem er meine Arbeiten verfolgte, und die Anleitung zu einer scharfen kritischen Beobachtung. Gleich große Dankbarkeit beseelt mich gegen Herrn Privatdocenten Dr. J. Kennel, da er mir in freundschaftlicher Weise die schätzbarsten technischen Winke ertheilte, welchen ich manchen Erfolg verdanke. Bei der Redaktion der Arbeit gab mir Herr Professor Dr. E. Selenka in liebenswürdiger Weise vortreffliche Rathschläge, für welche ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Die merkwürdige Fähigkeit der Muscheln, ihren Fuß in einen bedeutenden Zustand der Schwellung zu setzen und dann mit Hilfe dieses geschwellten Gebildes beträchtliche Ortsveränderungen zu vollführen, ist ein Problem, welches lange schon die gelehrte Welt zum Nachdenken und zur Erklärung der Erscheinung reizte. Seit Beginn des Jahrhunderts hat sich eine Reihe der hervorragendsten Männer an der Lösung dieses Problems versucht; allein die historische Übersicht über alle diesen Punkt betreffenden Arbeiten, welche von Carrière[1] in ausgezeichneter Weise zusammengestellt wurden, lehrt, dass man in der Erkenntnis jener Vorgänge nicht viel weiter gekommen ist, als die ersten Untersucher. Die leidige Gewohnheit, leicht sichtbare Thatsachen durch zwar naheliegende Gründe zu erklären, ohne jedoch dieselben

[1] Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXI. p. 427—451.

vorher auf ihre Berechtigung zu prüfen, brachte in die vielen Abhandlungen mehr Verworrenheit als eigentliche Aufklärung, so dass selbst in jüngster Zeit noch die unwahrscheinlichsten Verhältnisse zu beweisen versucht wurden. Zwar die alte, rohere Ansicht von der Existenz eines besonderen Gefäßsystemes, welches das zur Schwellung erforderliche Wasser in den Muschelleib einführen sollte, hat den besseren Untersuchungsmitteln und den geklärten physiologischen Anschauungen den Platz räumen müssen; aber die alte Mythe hat sich in ein neues Gewand gekleidet und für Wasseröffnungen en miniature ihren Anhang geworben. Scheinbar positive Behauptungen sowohl für wie gegen eine Wasseraufnahme stehen sich gegenüber, ohne dass es möglich geworden wäre, einen richtigen Entscheid zu treffen. Wenn man nun ein endgültiges Urtheil über diese Frage sich bilden will, so wird es nöthig, dass man alle Beobachtungen und die im Laufe der Zeiten entwickelten Beweise für und gegen eine Wasseraufnahme zusammenstelle und nachsehe, in wie weit ein unbefangener Blick die Folgerungen aus den beobachteten Erscheinungen als wahrscheinlich erfindet. Wir beginnen daher mit einer kurzen Schilderung der zunächst ins Auge springenden Verhältnisse.

I. Der Fuß und seine Bewegung.

Bei den zweischaligen Muscheln ist der Fuß ein muskulöses Gebilde, welches durch vordere und hintere Retraktoren im Schalenraume beweglich aufgehängt ist. Die an der Innenseite der beiden Schließmuskeln neben diesen an der Schale befestigten Rückziehmuskeln lösen sich in ihrem Verlaufe gegen den Schalenrand in Fasern auf, welche sich in mannigfacher Weise verweben und die muskulöse Wandung des Fußes darstellen.

Die Muskelwand ist an dem oberen Theile des Fußes, welcher gerade unter der Niere und der Leber liegt, von nicht besonders hervortretender Stärke und man kann nur zwei dünnere, auf einander geschichtete Lagen, eine äußere Längsmuskelplatte, die in der Richtung vom Schlosse zum freien Schalenrande streicht und eine innere Lage von Muskeln unterscheiden, die parallel zur Medianebene vom hinteren zum vorderen Ende des Fußes verlaufen und eine direkte Verbindung der Rückziehmuskeln herstellen. Die Wirkung der erstgenannten Längsmuskeln ist leicht verständlich, da sie durch ihre Erschlaffung direkt auf die Ausdehnung des Fußes wirken, während ihre Kontraktion den Fuß in den Schalenraum zurückzieht. Die von vorn nach hinten verlaufende Muskulatur bewirkt durch ihre Zusammenziehung eine Verschmälerung des zwischen den Muskelwänden eingeschlossenen

Raumes. Dieser Raum ist mit den vegetativen Organen des Thieres, mit dem Darmkanale und ferner mit den Geschlechtsorganen erfüllt. Darum wird der jetzt geschilderte obere Theil des Fußes auch schlechthin als Eingeweidesack der Muschel bezeichnet.

Je weiter man in der Richtung gegen den Schalenrand vorschreitet, um so mehr sieht man die beiden Muskellagen sich verstärken und den inneren von den Eingeweiden eingenommenen Raum immer mehr abnehmen, bis er endlich ganz zum Schwunde gebracht ist. Dann verweben und verfilzen sich die bisher streng gesonderten Muskellagen in der ungebundensten Weise; die schon im Eingeweidesacke zwischen den Muskelwänden ausgespannten Quermuskelspangen werden mächtiger und es entsteht ein dichter Muskelfilz, dessen Fasern nach allen möglichen Richtungen hin verlaufen. Ich bezeichne diesen unteren, muskelreichen Theil des Fußes im Verlaufe der Darstellung kurzweg als Muskelhaube. So lange der Fuß zwischen den Schalen eingezogen bleibt, ist die Muskelhaube derartig zusammengezogen, dass man nur schwer schmale, blutführende Kanäle in derselben erkennen kann. Beim Ausstrecken des Fußes aber ist hauptsächlich die Auflösung dieser verfilzten Haube die Ursache, wesshalb die Veränderung des Volumens so auffallend zu Tage tritt. Vermöge ihres Muskelreichthums ist auch die Muskelhaube als specielles Bewegungsorgan zu betrachten, womit nicht gesagt sein soll, dass nicht auch die Muskelwand des Eingeweidesackes bei Bewegungen betheiligt sei.

Betrachtet man eine Muschel, etwa eine Anodonta, welche sich eben anschickt, ihren Fuß herauszustrecken, so bemerkt man sofort, dass die Schalen, welche wenig geöffnet sind, so lange das Thier ruhig und ungestört im Wasser liegt, weiter zu klaffen anfangen. Darauf kommt der fleischige Fuß langsam aus dem Schalenraume durch den jetzt vergrößerten Spalt hervor; Anfangs von dunklerer bräunlicher Farbe wird er heller, je weiter sich seine Schneide vom Schalenrande entfernt. Es gleiten dabei Kontraktionswellen über die ganze Oberfläche des Fußes hin, hinten beginnend und nach vorn streichend, so dass man den Eindruck erhält, als werde Flüssigkeit in einem hohlen Körper mit elastischer Wandung durch Zusammenpressen der Wand am hinteren Ende in die vordere Spitze getrieben. Sehr gut lässt sich dieses anscheinende Vorpressen der Flüssigkeit am Fuße von jungen Embryonen aus den Bruttaschen von Cyclas unter dem Mikroskope verfolgen. Das hintere Ende des Fußes kontrahirt sich stärker als der vordere Theil und treibt durch den Druck der vordringenden Flüssigkeit diesen immer weiter hinaus in das umgebende Medium.

In dem Grade, wie der Fuß aus der Schale herauskommt, ändert

sich das Volum desselben: Anfangs erscheint er als eine dicke, keulige Masse, allmählich aber löst er sich zu einer verbreiterten Scheibe auf und dann schwillt diese stetig an, so dass schließlich der Fuß mehr einer mit Wasser erfüllten hellen Blase, als einem muskulösen Gebilde gleicht. Ist dieser Zustand eingetreten, d. h. hat der Fuß das Optimum seiner Füllung erreicht, dann hat er auch seine größte Beweglichkeit gewonnen, und sein Ausschlag ist so bedeutend, dass der Fuß sich bis zum Schlossrande der Schale umlegen kann. Zugleich mit dem Fuße dringt auch der muskulöse Randsaum des Mantels etwas aus dem Schalenraume und legt sich wulstförmig über den Schalenrand. Sein Aussehen ist dabei eben so durchscheinend hell, wie das des Fußes selbst.

Reizt man hierauf den ausgestreckten Fuß durch leise Berührung mit einem Glasstab, so wird der Fuß in den schützenden Schalenraum zurückgezogen und man bemerkt wieder, dass sich der hintere Theil früher kontrahirt und schneller zwischen den Schalen verschwindet, als die vordere Spitze. Diese gebraucht viel längere Zeit, bis sie geborgen ist; ja bei heftigen Angriffen kann man sogar sehen, dass durch allzu schnellen Schluss der beiden Schalenhälften einem beträchtlichen Theil des Fußes die Thüre so zu sagen vor der Nase zugeschlagen wird, d. h. derselbe bleibt eingeklemmt zwischen den Schalen und wird erst bei fortgesetztem Reize durch behutsames Öffnen derselben in den sichern Raum zurückgezogen.

An dem ausgestreckten Muschelfuße schienen zunächst zwei Punkte den früheren Untersuchern so klar, dass sie deren genauere Prüfung verabsäumten. Man hielt nämlich die bedeutende Schwellung des Fußes für ein sicheres Anzeichen, dass hierbei eine Vergrößerung des Gesammtvolumens des Thieres stattfinde, da der Gegensatz zwischen der Ruhe und der Schwellung des Muschelkörpers ein ganz besonders in die Augen springender ist und andererseits sah man keine Möglichkeit ein, wie die zur Turgescenz nöthige Flüssigkeit schon vorher im Körper der Muschel, etwa als Blut aufgespeichert sein könne. Man musste daher nothgezwungen nach Wegen suchen, auf denen von außen her das Wasser eindringe.

Unterstützt wurde diese Hypothese einer Wassereinfuhr in den Muschelkörper durch eine leicht festzustellende Thatsache: Lässt man lebende Muscheln den Fuß weit aus der Schale herausstrecken und nimmt sie dann aus dem Wasser, so erfolgt eine gewaltige Kontraktion der gesammten Körpermuskulatur und der Fuß wird zwischen die mehr als im Zustande der Ruhe genäherten Schalen zurückgezogen. Wasser fließt aus dem Schalenraume ab und an verschiedenen Stellen spritzen

Wasserstrahlen von mehr oder minder dickem Kaliber aus den Geweben des Thieres hervor. Ein starker Strahl wird am hinteren Ende der Schale aus dem Athemsipho ausgeworfen, der schon seit langer Zeit richtig als das Athemwasser des Thieres erkannt wurde; kleinere Strahlen sprühen aus dem Fuße und Mantelsaume. Die Wasserstrahlen vom Mantelsaume zeigen keinen bestimmten Ort ihres Austrittes, hingegen scheinen die Strahlen am Fuße besser lokalisirt. Doch die letzteren treten erst dann auf, wenn die Fußkante nur wenige Millimeter vom Schalenrande entfernt ist oder eben zwischen den Schalen verschwinden will. Die Zahl der Wasserstrahlen, welche an der Fußkante hervorsprühen, schwankt gewöhnlich zwischen zwei und drei, doch kann sie sich unter Umständen bis auf neun und mehr steigern.

So scheint das Thier bei der Kontraktion sogar freiwillig das überschüssige Wasser abzugeben und man deutete das sofort dahin, dass im Körper der Lamellibranchier während der Schwellung mehr Flüssigkeit vorhanden sein müsse, als derselbe während der Ruhe überhaupt zu fassen vermag. Da man nun den Muscheln den Besitz einer so reichlichen Blutmenge nicht zutraute, so wurde nothwendigerweise geschlossen, die ausgeworfene Flüssigkeit sei reines Wasser.

Auch diese Meinung konnte sich auf ein leicht anzustellendes Experiment stützen: Bringt man eine Muschel, welche eben unter den beschriebenen Erscheinungen ihr Wasser abgegeben hat und ihre Schalen nunmehr fest geschlossen hält, ins Wasser zurück, so streckt dieselbe gar bald ihren Fuß wieder aus der Schale. Nach dem vorhergegangenen Verluste der Flüssigkeit wäre das Ausstrecken, wie die Autoren meinen, vollkommen unmöglich, wenn nicht die Muschel unterdessen neues Wasser in ihren Fuß einsaugen würde und man sah hierin einen deutlichen Beweis für die Anwesenheit eines von dem Cirkulationsapparate gesonderten Wassergefäßsystems, welches allein dem Ausstrecken des Fußes und der Schwellung anderer Körpertheile vorstehe.

Allein die fortschreitende Forschung hat diese Hypothese von Baer's längst unhaltbar erwiesen, so dass wir derselben keine Aufmerksamkeit mehr zu schenken brauchen. Die umfassenden Arbeiten von Milne-Edwards über die Cirkulation der Mollusken brachten hier den Umschwung herbei und als in Folge dessen endlich die ausgespritzte Flüssigkeit einer genaueren Prüfung unter dem Mikroskope unterzogen wurde, zeigte sich, dass in derselben Blutkörperchen vorhanden waren. Auf diese Thatsache wurde unter der stillschweigenden Voraussetzung, dass die Stellen, wo Wasserstrahlen aus dem Fuße sprühten, zugleich die Einführöffnungen des Wassers bezeichneten, die alte Hypothese

von Baer's in einer mit Rücksicht auf die Entdeckungen von Milne-Edwards veränderten Form neu aufgerichtet.

Die Öffnungen am Fuße führen nicht in ein gesondertes Wassergefäßsystem, sondern direkt in die Blutlakunen und hier vollzieht sich die Mischung von Blut und Wasser, ohne dass vorher das Wasser irgend wie organisirt wurde. Es kreist also im Blutgefäßsystem der Muschel eine Flüssigkeit, welche eine Mischung zwischen Wasser und Blut darstellt und das Verhältnis beider Bestandtheile zu einander wechselt, je nach der Häufigkeit der Schwellung einzelner Körpertheile.

II. Die Pori aquiferi.

Die Existenz der Wasseröffnungen wurde sofort nach ihrer theoretischen Entdeckung — denn gesehen hat sie bis zum heutigen Tage Niemand außer Griesbach und Kollmann — heftig bekämpft, allein ohne Erfolg; denn von Siebold, welcher den Stand der Frage über die Wasseraufnahme zusammenfasste[1], sagt: »Man muss annehmen, dass sich an den genannten Stellen verschiedene Mündungen von Wasser enthaltenden Behältern befinden. Diese Öffnungen scheinen jedoch sehr klein zu sein und ziehen sich wahrscheinlich außerordentlich fest zusammen, da sie nur während des Wasserspritzens ihre Anwesenheit verrathen und sich weder vorher noch nachher auffinden lassen.« Trotzdem Siebold ausdrücklich bemerkt, dass er selbst die Wasseröffnungen oder, um den neueren Ausdruck zu gebrauchen, die Pori aquiferi nie direkt konstatiren konnte, sondern nur ihre Anwesenheit erschloss, weil an jenen Stellen Wasserstrahlen ausgeworfen wurden, blieb diese Lehre dennoch ohne weitere Begründung die herrschende. Erst in neuester Zeit versuchen Kollmann und Griesbach diese Beweise zu sammeln und zu befestigen; aber wir wollen im Nachstehenden untersuchen, ob wirklich ihr Bestreben die allgemeine Anerkennung verdiene?

Kollmann giebt in seiner ersten Mittheilung[2] selbst zu: »er sei lange der Überzeugung gewesen, dass keine solche Öffnungen existiren und dass die Wasserstrahlen, welche man an dem weit hervorgestreckten Fuße während des Zurückziehens sieht, auf Zerreißungen beruhen«. Erst nach langer Beobachtung sah er sechs bis acht Spalten auf der Fußkante von Anodonta, welche kaum 1 mm lang waren. Es wäre recht interessant gewesen, wenn Kollmann die Gründe namhaft

[1] von Siebold, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. I. p. 279.

[2] J. Kollmann, Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXVI. p. 87.

gemacht hätte, welche ihn zur entgegengesetzten Ansicht führten, allein leider hatte er vergessen, dass auch andere seiner Kollegen jene Zweifel mit ihm theilten und er verschweigt, auf welche Weise er zur Überzeugung von der Existenz der Pori gekommen sei. Mit apodiktischer Sicherheit fährt er fort: »Alle entgegenstehenden Behauptungen müssen sich beugen vor der Thatsache, dass man an dem ausgestreckten Fuße, ohne ihn einzuklemmen zwischen den Schalen, auf der Kante solche spaltförmige Öffnungen bemerken kann.« Eine genauere Beschreibung der Pori gab erst Griesbach in seiner größeren Arbeit[1]. An der Fußkante von Unio und Anodonta findet er schlitzförmige Spalten, »sie haben glatte, lippenartig gewulstete Ränder, was besonders deutlich an Querschnitten hervortritt und das Epithel zeigt sich unter dem Mikroskope, wenn man vorsichtig gearbeitet hat, unlädirt« (Griesbach, p. 36). »Das Epithel wird in der Tiefe der Spalten kleiner und hört schließlich auf, so dass die strukturlose Membran frei liegt, auf welcher die Lakunen ausmünden.« An den Stellen, wo die Pori aquiferi liegen, ist das Epithel in so fern modificirt, als längere Wimpercilien schlagen, wie an anderen Fußabschnitten.

Was die Zahl dieser Öffnungen anlangt, so scheint dieselbe einer großen Variabilität unterworfen. Kollmann hat bei Anodonta zuerst sechs bis acht Spalten entdeckt, aber Griesbach findet nur drei Pori und erklärt alle anderen Öffnungen an der Fußkante als Zerreißungen. In Übereinstimmung mit diesem Befunde lässt Kollmann die von Griesbach als Rissstellen erklärten Spalten fallen, obwohl deren Existenz vorher für ihn unumstößlich war, und beschränkt die Pori ebenfalls auf die Dreizahl.

Über die Lage der Pori auf der Fußkante, ihren gegenseitigen Abstand und ihren Durchmesser, verdanken wir erst Griesbach genauere Angaben (Griesbach, p. 26).

Um die Pori aufzufinden, empfiehlt Griesbach die lebenden Thiere aus dem Wasser zu nehmen und ihre Schalen gelinde zusammenzupressen, damit das Rückziehen des Fußes verhindert werde (Griesbach, p. 27). Von den darauf aussprühenden Wasserstrahlen zeichnen sich drei durch ihre größere Dicke und geringere Kraft aus; dieselben kommen aus den drei Pori. Diese Methode zeigt so ungefähr die Lage jener Wasseröffnungen. Lässt man ferner Muscheln, ohne sie in der Gefangenschaft jemals zu berühren, langsam in mit Essigsäure versetztem Wasser absterben, so findet man an der Schneide des erschlafften, vorgestreckten Fußes die drei Öffnungen.

[1] H. Griesbach, Über das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXXVIII. p. 1—44.

Ich folgte diesen Angaben und fand bei der Untersuchung mit der Lupe verschiedene trichterförmige Einsenkungen auf der Fußschneide, welche den von Griesbach beschriebenen Öffnungen zu entsprechen schienen. Auch Carrière[1] erinnert sich, Spalten auf diese Art gesehen zu haben. Allein ein sicheres Urtheil, ob es sich um wahre Öffnungen oder bloße Falten handle, kann man am lebenden oder abgestorbenen Thiere durch einfache Lupenuntersuchung nicht erhalten und man wird allein auf mikroskopische Durchforschung des Fußes vermittels sorgfältiger Schnittserien angewiesen. Obwohl nun gegen die Angaben Griesbach's schon die Resultate der Untersuchungen von drei Forschern, Carrière, Barrois und Cattie sprachen, unternahm ich es nochmals die Verhältnisse zu prüfen.

Es wurden zunächst nur solche Thiere zur Untersuchung ausgewählt, an welchen die Pori bei Lupenvergrößerung wirklich vorhanden zu sein schienen. Von einer Härtung in absolutem Alkohol stand ich bald ab, weil »dadurch die Schrumpfung so bedeutend wird, dass man schon nach wenigen Stunden die vorher schön sichtbaren Pori kaum noch zu erkennen im Stande ist« (Griesbach, p. 36) und man den so erhaltenen Präparaten mit Recht den Vorwurf machen könnte, dass sie nicht beweiskräftig seien. Auch die Härtung in schwacher Chromsäurelösung gab ich auf, nachdem ich bemerkt hatte, wie Thiere, welche stundenlang in der Säure gelegen hatten, ihre Kontraktionsfähigkeit bei Berührung noch bewahrt hatten. Ich verwandte dann Pikrinschwefelsäure und Quecksilbersublimat, um die Muskeln so schnell wie möglich zu lähmen und erzielte dadurch die besten Resultate; denn es traten keinerlei Kontraktionen oder Verkrümmungen des Thieres ein und die Schneide des Fußes verlief in einer einzigen Ebene, welche durch keine Falte, noch die geringste warzige Auftreibung unterbrochen war. Allein trotz der vorsichtigen Behandlung und ungeachtet zahlloser Schnittserien gelang es mir nicht, nur an einem einzigen Präparate eine von den Blutlakunen nach außen führende Öffnung wahrzunehmen. Auch an solchen Stellen, an welchen bei makroskopischer Untersuchung ein Porus fast unzweifelhaft vorhanden schien, zeigte sich, dass das Epithel eine festgefügte Überkleidung bildete, aber an keiner Stelle durchbrochen war, oder gänzlich auslief, wie das Griesbach behauptet. Alle scheinbaren Pori ließen sich als einfache, etwas weiter als gewöhnlich eindringende Faltenbildungen nachweisen, in deren Tiefe eine Kommunikation mit den Bluträumen unmöglich war. Dieses Ergebnis steht im schönsten Einklange mit den Angaben Carrière's, der solche Pori

[1] Zoologischer Anzeiger. Nr. 138. p. 252.

gleichfalls nur als Falten mit vollständiger Epitheltapete erkannt hatte[1].

Ich halte es für unwahrscheinlich, dass Griesbach eine Falte am Fuße als Porus gedeutet habe; denn solche grobe Täuschungen sind doch wohl unmöglich. Aber vielleicht dürfte eine Erinnerung an anatomische Verhältnisse den Umstand verständlicher machen, dass einzig und allein Griesbach solche Pori auffinden konnte.

Unweit der Fußkante zieht sich im Innern die große Centrallakune oder, nach Langer's Ausdruck, die Pedalarterie hin und sendet Ausbuchtungen und kleinere Lakunen nach allen Richtungen, besonders gegen die Schneide des Fußes. Diese Lakunen verlaufen in den meisten Fällen sehr nahe der äußeren Oberfläche und sind an manchen Stellen nur durch die auf einer dünnen stützenden Lamelle ruhende Epithellage gegen das äußere Medium abgegrenzt. Gerade an diesen Stellen scheinen, nach der makroskopischen Untersuchung zu urtheilen, die Pori vorhanden. Nimmt man nun an, dass bei der Konservirung des Thieres z. B. bei der Überführung aus schwachem Spiritus in Alkohol höheren Procentgehaltes allzu starke Diffusionsströme zwischen dem Alkohol und der in den Lakunen enthaltenen mehr oder weniger wässerigen Flüssigkeit auftreten, so ist es leicht möglich, dass dadurch einzelne Epithelzellen, welche eine direkte Grenzwand der Lakunen bildeten, in ihrem Verbande gelockert und bei abermaligem Wechsel der Konservirungsflüssigkeit weggespült werden. Dann kann man eben solche Bilder erhalten, wie sie Griesbach als einen Schnitt durch den mittleren Porus aquiferus von Anodonta abbildet (Griesbach, Taf. I, Fig. 5); denn dort hört das Epithel an den Rändern ohne Vermittelung auf und die Lakune ist frei geöffnet. Damit würde auch die Angabe Griesbach's stimmen, dass man oft zehn Füße in Serien von Querschnitten zerlegen kann, bis man einen einzigen Porus-Schnitt zu Gesicht bekommt. Die Art und Weise, wie Griesbach die Thiere vorbereitete (Griesbach, p. 36), scheint ebenfalls wenig geeignet, solche dünne, über die Lakunen ausgespannte Epithelbrücken unversehrt zu erhalten. Denn da das Absterben der Thiere im angesäuerten Wasser sehr lange Zeit dauert und die im oberen Theile des Schalenraumes befindliche Muskulatur weniger schnell gelähmt wird, als die Muskelfasern unten am Fuße, so

[1] Griesbach schreibt dagegen (Zoologischer Anzeiger. VI. p. 517): »Es werden Carrière die in toto vielleicht richtig beobachteten Längsspalten auf Querschnitten, wie dies leicht möglich ist, wohl entgangen sein.« Auf welche Weise das geschehen sollte, scheint mir nicht recht klar und es wäre gut, wenn Griesbach die Möglichkeit dieses Verlustes etwas eingehender diskutirte.

ist eine Maceration des Fußepithels durch die Essigsäure nicht ausgeschlossen.

Zu demselben negativen Resultate waren schon früher Carrière und Barrois gekommen und beide hatten auf Grund vieler, sorgfältiger Schnittserien ausgesprochen, dass es außer wohl erkennbaren Drüsenmündungen keine anderen Öffnungen am Muschelfuße gebe; allein diesen Forschern wurde vorgeworfen, sie hätten wegen der geringen Größe der von ihnen untersuchten Füße die Pori übersehen.

Dem Einwande wich Cattie aus, indem er den Fuß von Riesenthieren unter den Anodonten schnitt. Trotzdem war er nicht glücklicher als seine Vorgänger und meine Versuche, auf diesem Wege Griesbach's Angaben zu bestätigen, blieben eben so erfolglos. Darauf erwiedert Griesbach[1], durch die bedeutende Kontraktion der Muskeln seien die Pori unsichtbar geworden und es ist schwer gegen dieses Argument etwas vorzubringen.

Man musste also nach neuen Methoden suchen, um die Kontraktion der Muskulatur zu verhindern und gewissermaßen dem Thiere zuvorkommen: dasselbe tödten, ehe es Zeit hatte, seinen Fuß einzuziehen und die Pori zu verschließen. Ich erzielte das auf folgende Weise. Wenn Muscheln im Wasser ihren Fuß weit hervorgestreckt hatten, packte ich schnell die beiden Schalenhälften und presste dieselben mit bedeutender Gewalt gegen einander. Dadurch wird es dem Thiere unmöglich gemacht, seinen Fuß zwischen die Schalen zurückzuziehen. Nach kurzer Übung ist man leicht im Stande, so schnell zu arbeiten, dass auch die geringste Kontraktion der Muskeln unmöglich ist. Die fest an einander gedrückten Schalen heben die Wirkung der Rückziehmuskeln vollkommen auf, denn sie können nicht über den Schalenraum hinaus wirken und der Fuß wird vom Eingeweidesack förmlich abgezwickt, dass er nur noch durch die zu einem schmalen Bande zusammengequetschte Leibeswandung am Körper hängt. Jede Kommunikation der im Fuße befindlichen Flüssigkeit mit den Bluträumen des Eingeweidesackes ist aufgehoben, also eine Entleerung desselben unmöglich; der Fuß muss im geschwellten Zustande verweilen und sollten auch die Muskeln versuchen, sich zu kontrahiren, so hebt doch der Gegendruck der im Innern befindlichen Flüssigkeit ihre Wirkung auf. Auch die bekannten Wasserstrahlen treten, in so fern man sehr schnell und exakt gearbeitet hat, nicht auf und der Fuß bleibt im Zustande seiner großen Anschwellung. Nun kann man denselben rasch abtödten, am besten, indem man ihn einige Minuten in heiße Sublimatlösung taucht und

[1] Zoologischer Anzeiger Nr. 163. p. 169.

später erst vom Eingeweidesacke abschneidet. Nach dieser Behandlung ist es, wenn man Griesbach's Ideengang als richtig annimmt, unmöglich, dass durch Muskelthätigkeit irgend welche Öffnungen verschlossen würden; denn »die Öffnungen sind gerade am ausgestreckten Fuße sichtbar und vermitteln die Wasseraufnahme« (Griesbach, p. 40). Sind also Pori vorhanden, dann müssen sie sich mittels Querschnittserien nachweisen lassen. Es war aber nicht möglich an diesen Füßen irgend eine Bildung zu konstatiren, welche mit den Pori zu vergleichen gewesen wäre; es verlief das Epithel als eine fest zusammenhängende Decke über den ganzen Fuß und zeigte nirgends eine Unterbrechung.

Auch an den Füßen von marinen Lamellibranchiern fand Kollmann ähnliche Pori und behauptet mit großer Sicherheit: »Was bei Pecten, Spondylus und Mytilus bisher als Fuß, auch als rudimentärer Fuß bezeichnet wurde, ist nichts Anderes als eine mit Streck- und Schließmuskeln vortrefflich eingerichtete Röhre, welche die Zufuhr des Wassers vermittelt. Man wird also für die Zukunft diese Anhänge besser als Wasserröhren bezeichnen.« (Kollmann, Kreislauf, p. 99.) Carrière wies jedoch bald nach, dass diese vermeintlichen Wasserröhren der Wassereinfuhr nicht vorstehen könnten, weil die Höhlungen und Spalten im Fuße dieser Muscheln nirgends mit Bluträumen in Verbindung ständen und allseitig mit Epithel belegt seien[1]. Trotzdem Barrois in mehreren kleinen Abhandlungen diesen Befund vollkommen bestätigte, bleibt Kollmann noch immer auf seiner Behauptung bestehen. Allein man braucht seinen Angaben nicht strenge Beweiskraft beizumessen, da, wie er selbst sagt[2], er zwar die dunkle Drüsenmasse bei Mytilus und Pinna gesehen, aber nicht weiter beachtet habe, obwohl die Entscheidung des Streites einzig und allein von einer genauen kritischen Vergleichung der sogenannten Wasserkanäle und der Drüsengänge abhängt. Griesbach bringt trotz der erneuten Untersuchung von Mytilus und Dreissena kein neues Beweismaterial und bezeugt nur seine Übereinstimmung mit Kollmann. Beide haben die Kanäle, welche das Wasser direkt in das Gebiet der Hämolymphe einführen sollen, groß und deutlich gesehen, während die Untersuchungen von Carrière, Barrois, Cattie und mir auch in dieser Beziehung erfolglos blieben. Der Einwand, dass allzu kleine Thiere die Erkenntnis des Porus unmöglich gemacht haben, ist nicht mehr stichhaltig, seitdem Cattie und ich

[1] J. Carrière, Die Drüsen im Fuße der Lamellibranchiaten. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. V. p. 56—85.

[2] J. Kollmann, Pori aquiferi und Intercellulargänge im Fuße der Lamellibranchiaten und Gasteropoden. Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel. VII. Thl. 2. Heft. p. 5.

Riesenexemplare schnitten und ferner ist es unverständlich, wie auf Serienschnitten von 0,01 mm Dicke eine Öffnung oder ein Spalt hätte übersehen werden können.

Ich muss daher in Übereinstimmung mit den früheren Untersuchern der Pori an der Thatsache festhalten, dass solche Öffnungen am normalen Thiere nicht bestehen, sondern einfach Kunstprodukte sind; denn es wäre zu merkwürdig, dass vier Untersuchern, welche unabhängig von einander arbeiteten und dazu eine mehr und mehr vervollkommnete Technik anwenden konnten, Öffnungen am Fuße entgangen sein sollten, deren Auffindung für Griesbach keine unübersteigbare Schwierigkeit bot.

Die Vertheidiger der Wasserröhren lassen sich, wie frühere Beispiele zeigten, durch dieses negative Resultat unserer Untersuchung nicht beirren; daher muss man versuchen durch andere Methoden und neue Experimente der Entscheidung der Frage näher zu rücken.

III. Die Injektionen.

Als einen Beweis, dass die Pori aquiferi wirklich eine Kommunikation zwischen dem umgebenden Wasser und dem Blute herstellen, führen Kollmann und Griesbach ihre Injektionen an und ziehen auch die älteren Versuche von Hessling's dafür an. Carrière aber fand schon, dass man bei Unio margaritifera das Blutgefäßsystem zwar leicht durch den Porus am Fuße injiciren könne, doch er zeigte, dass dies nur durch eine Verletzung der Wandungen jener rudimentären Byssusdrüse zu Stande komme, welche mit wohl erkennbarer Öffnung an der Fußkante münde. Unio margaritifera ist aber die einzige von unseren einheimischen Muscheln, welche man, wie Kollmann angiebt[1], ohne Zerreißung durch den Spalt am Fuße injiciren könne. Seitdem Carrière den Spalt als Ausführgang der Drüse erkannte und auf Schnitten ihre vollkommen geschlossene Wandung nachwies, haben diese Versuche ihre Beweiskraft eingebüßt[2].

Kollmann hat seitdem die Methode seiner Injektionen nicht verändert, noch an anderen Thieren versucht, darum bleiben seine darauf gebauten Schlüsse für uns eben so werthlos wie für Carrière.

[1] Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXVI. p. 97.

[2] Zwar verwahrt sich Kollmann in seiner Abhandlung über Pori und Intercellulargänge entschieden gegen Zerreißungsfehler und meint, es sei nicht mehr an der Zeit von Zerreißungen bei feinen Injektionen zu sprechen, nachdem man die Gefäße in der Keimhaut des bebrüteten Hühnereies injiciren könne. Doch er vergisst, dass es sich dort um wohl bekannte Gefäße handelt, während man hier in die Mündung eines Kanales injicirt, dessen mikroskopische Untersuchung gezeigt hat, dass er wirklich blind geschlossen sei.

Griesbach dagegen erkannte den Einwurf vollkommen an, dass eine Füllung der Blutbahnen in Folge einer Injektion durch den Porus keinen Beweis für den Zusammenhang der betreffenden Öffnungen mit dem Gefäßsystem liefere (Griesbach p. 28), doch handelte er nicht danach. Denn er giebt selbst an (Griesbach p. 36) für die Fertigung der Injektionspräparate, dass man den Tubus vorsichtig in den mittleren Porus einführen solle, welcher deutlich erscheint, wenn man den ausgestreckten Fuß sanft zwischen Schalen und Finger einklemmt. Es ist wohl ohne weitere Auseinandersetzung klar, wie wenig eine solche Methode geeignet sei, feine Membranen und dünne Epitheldecken zu erhalten.

Außerdem erfand er eine neue Methode der Injektion, welche den Vorzug für sich hat, dass ein direkter Eingriff in die Gewebe des Thieres nicht erfolgt. Seine eigenen Worte (Griesbach p. 28) lauten: »Nimmt man den Glastubus mit Gummipression, schiebt ihn vorsichtig in den Mantelschlitz (der über den beiden Pori liegt) oder, wenn derselbe nicht vorhanden ist, einfach an dieser Stelle zwischen die Schalen und komprimirt rasch den Ballon, so dringt ein Theil gefärbter Flüssigkeit, ohne dass Zerreißungen eintreten, da der Tubus die Fußschneide gar nicht zu berühren braucht, durch die hier befindlichen zwei Pori aquiferi in das Innere des Fußes und man sieht nach dem Öffnen und sorgfältigen Abwaschen denselben deutlich innerlich gefärbt.« Dieser Versuch erscheint viel unschuldiger, als eine direkte Injektion, bei der die Kanüle in den Porus eingeführt werden muss und sofort Zerreißungen erzeugt; eine Wiederholung desselben zeigt unzweifelhaft, dass auf diese Weise Farbe wirklich in die Lakunen des Fußes eindringt.

Aus einer Bemerkung Griesbach's[1] geht jedoch hervor, dass nur solche Farbstoffe gegen die Fußkante gespritzt wurden, welche im Wasser löslich sind[2]. Es erhebt sich daher gegen diese Versuche der Einwand, dass die löslichen Farbstoffe nicht durch die Pori in die Lakunen gelangten, sondern auf dem Wege der Endosmose die Gewebe des Fußes tingirten, folglich sind dieselben nicht vollkommen beweisend. Nimmt man nun einen in Wasser unlöslichen Farbstoff, z. B. Karmin oder Chromgelb und spritzt in der beschriebenen Weise Wasser, in welchem die fein vertheilte Farbe suspendirt ist, gegen die Fußkante, so zeigt sich in der That, dass dies Farbwasser wirklich in die Blutlakunen des Fußes eindringt. Eine wirkliche Entscheidung, ob nun die Farbe gerade durch die Pori ins Innere des Fußes gelange, wird durch diesen Versuch noch

[1] H. Griesbach, Über das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Biologisches Centralblatt. II. p. 309.

[2] Griesbach gebrauchte Jodgrün, Silbernitrat und pikrinsaures Hämatoxylin.

nicht geliefert; denn man musste zuvor ergründen, dass das Farbwasser nur an der Gegend, wo die Pori liegen, eindringt und sonst an keiner anderen Stelle des Körpers. Oftmalige Wiederholungen dieses Experimentes, wobei die Spitze des Tubus an die verschiedensten Stellen gerichtet wurde, zeigten, dass dieselbe Erscheinung an jedem beliebigen Orte der Fußkante, des Eingeweidesackes und des Mantels hervorgerufen wurde. Deutlich zeigten sich innere Hohlräume mit Farbe gefüllt, sobald man Karminwasser aus der Spritze gegen irgend eine Stelle an der Oberfläche des Leibes gespritzt hatte.

Danach müsste man wohl annehmen, dass an allen Punkten sich Pori aquiferi befänden und an die Existenz einer ungeheuren Zahl von Wasser einführenden Löchern glauben, wenn nicht die direkte mikroskopische Untersuchung die Unmöglichkeit dieses aus dem Experimente gezogenen Schlusses zur Evidenz ergäbe.

So zeigt eine eingehendere Untersuchung, dass eine derartige Injektion nicht so unschuldig ist, wie sie auf den ersten Blick erscheint und die auf dem Wege erzielten Resultate stellen für die Wasseraufnahme keinen Beweis dar. Der Fehler dieses Experimentes wird sich durch folgende Überlegung leicht verstehen lassen: Der Wasserstrahl, welcher aus dem Glastubus hervortritt, dadurch, dass der Gummiballon komprimirt wird, verlässt unter einem gewissen, wenn auch nicht sehr starken Drucke die Glasröhre. Hernach stößt er auf die Kante des Fußes und zerreißt das Epithel, da dasselbe dem Stoße des auffallenden Wasserstrahles jedenfalls wenig Widerstand leisten kann, an den Stellen, wo es sich direkt über die Lakunen spannt, oder spült dasselbe weg, wenn unter ihm Muskeln oder Bindesubstanz liegt. Die Farbe dringt also nicht durch wahre Pori ein, sondern durch Löcher und Rissstellen, welche durch die Gewalt des Injektionsstrahles am Fuße erzeugt werden. Den Beweis für diese Erklärung liefert eine Untersuchung der betreffenden Abschnitte durch die Lupe, es erweisen sich die Ränder der Stellen, gegen welche der Wasserstrahl gerichtet war, ausgezackt und zerrissen, und Epithelfetzen kann man oft wahrnehmen. Griesbach giebt nicht an, dass er solche Prüfung zur Kritik dieses Experimentes angestellt habe.

Zur weiteren Unterstützung seiner Ansicht führt Griesbach (l. c. p. 29) an, dass man durch den Glastubus mit Gummipression auch dickflüssigere Substanzen injiciren könne, »wenn man das den Fuß ausstreckende Thier aus dem Wasser hebt und den Glastubus vorsichtig, aber schnell in den mittleren, Wasser entleerenden Porus schiebt«. Indem er selbst die Bemerkung hinzufügt: »Zerreißungen können durch heftige Kontraktion vorkommen«, macht er eine Kritik dieses Versuches

überflüssig; derselbe ist eben nur eine veränderte Injektion, wobei an Stelle der Kanüle ein Glastubus verwandt wird.

Die ungenügende Beweiskraft aller Injektionen hat Griesbach recht wohl erkannt; darum sah er sich nach anderen Methoden um, die Hypothese eines Wassereintrittes zu stützen und erfand die Selbstinjektionen. Sie sind das einzige Mittel, die Wasseraufnahme ohne irgend welchen Eingriff in den Organismus zu konstatiren; denn der Schluss liegt sehr nahe, wenn das Thier Wasser in den Körper einführt, so muss es auch gefärbtes Wasser aufnehmen. Wirklich entsprachen die Versuche diesem Gedankengange: die Thiere waren, nachdem sie längere Zeit in der Farbflüssigkeit gelegen waren, deutlich innerlich gefärbt (Griesbach p. 29—30). Allein es wurden hierbei Farbstoffe, d. h. farbige Salze verwandt, deren Eigenschaften sie von vorn herein von derartigen Experimenten hätten ausschließen sollen und Flemming[1] äußerte sofort den berechtigten Einwand, dass sowohl Jodgrün wie Silbernitrat aus dem Wasser nicht durch die Pori, sondern durch Diffusion in den Muschelkörper dringen und nothwendig im Innern desselben Tinktionen hervorrufen.

Die Autoinjektionen, welche deutlich den Wassereintritt am Fuße beweisen sollen, sind also nicht stichhaltig. Zudem betont Cattie sehr richtig, dass die Färbung des Fußes bei den Selbstinjektionen zwar den Eintritt der Farbe offenbare, allein dadurch sei noch nicht der Beweis geliefert, dass dies gerade durch die Pori geschehe.

Als ich die Selbstinjektionen mit Jodgrün wiederholte, konnte ich nicht bemerken, dass gerade der Fuß sich leicht mit Farbe imbibire; meist waren der Mantel und die Kiemen stärker violett gefärbt als der Fuß, so dass man eher auf einen Wassereintritt durch die erstgenannten Organe hätte schließen müssen. Übrigens werden die gesammten Lebensverrichtungen im Muschelorganismus gänzlich verkehrt, wenn man die Thiere aus dem Wasser in eine Flüssigkeit legt, deren Gehalt an Salzen so sehr verschieden ist. Das Gleichgewicht, welches sonst zwischen dem Salzgehalte des Blutes und des umgebenden Wassers besteht, wird aufgehoben und wenn im so verkehrten Zustande Salze oder Farbstoffe in die Leibeshöhlungen des Thieres eintreten, so darf man aus solchen Ergebnissen nicht den voreiligen Schluss ziehen, dass Ähnliches bei normalen Verhältnissen stattfinde.

Sollte daher die Selbstinjektion wenigstens einige Bedeutung haben, so musste sie mit Wasser wiederholt werden, in welchem der Farbstoff nicht gelöst, sondern nur fein vertheilt war. Dabei ist die Endosmose

[1] W. Flemming, Bemerkungen hinsichtlich der Blutbahnen und der Bindesubstanz bei Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXXIX. p. 143.

vollkommen ausgeschlossen, die chemische Beschaffenheit des Wassers wird nicht verändert und wird dann Wasser aufgenommen, so können die feinen Farbepartikelchen nur an wirklichen Öffnungen, an den Pori eindringen.

Zu diesem Behufe stellte ich größere Versuchsreihen an, indem Muscheln in Wasser gelegt wurden, wo fein geriebenes Berliner Blau oder Karmin, das mit Essigsäure aus der ammoniakalischen Lösung gefällt, also im Zustande allerfeinster Vertheilung war, suspendirt wurde. Bei der großen Anzahl der zu den Versuchen verwandten Thiere konnte ich dieselben in allen Bewegungsformen beobachten: Die Mehrzahl der Muscheln hatte die Schalen entweder ganz geschlossen oder leicht geöffnet. Niemals ergab die anatomische Untersuchung im Blutgefäßsysteme irgend welche Fremdkörper. Die Farbekörnchen fanden sich entweder zu Klumpen zusammengeballt im Wasser schwimmend oder auf der Leibeswand und den Kiemen im Schleime festgehalten.

Viele Muscheln blieben in dem gefärbten Wasser nicht nur einen, sondern auch mehrere Tage liegen, ohne dass sich der negative Befund geändert hätte. Manche Thiere streckten im Farbewasser ihren Fuß heraus und vollführten größere Ortsbewegungen; allein die bei solchen Muscheln natürlich sehr eingehende Prüfung des Inhaltes ihres Fußes ließ keine Spur eines Farbekörnchens erkennen. Also nicht einmal für die bedeutendste Volumvergrößerung ihres Körpers sogen die Thiere Wasser ein!

Man hätte dagegen einwenden können, die Muschel habe das zur Ausdehnung des Fußes nöthige Wasser schon in ihren Körper eingeführt, ehe sie in die Farbflüssigkeit gelegt worden war und dieser Einwurf wäre vollkommen berechtigt gewesen. Um denselben jedoch unmöglich zu machen, stellte ich nachfolgendes Experiment an.

Von der Voraussetzung ausgehend, dass die Muscheln — in so fern bei ihnen Wasser direkt ins Blutgefäßsystem eingenommen wird — erst dann eine nachweisbare Menge Wassers einsaugen werden, nachdem sie durch Verdunstung einen Theil ihrer Körperflüssigkeit verloren, legte ich Thiere aus dem Wasser und begünstigte durch künstliches Klaffen ihrer Schalen die Abtrocknung an der Oberfläche. Wie eine direkte Wägung zeigte, hatten die Thiere dann einen ansehnlichen Theil ihres Gewichtes verloren, das Bedürfnis, die verlorene Flüssigkeit wieder zu ersetzen, war daher ein sehr großes und man musste erwarten, dass die Muscheln alle Einrichtungen, welche dem Körper zur Wassereinfuhr nützlich wären, dafür in ausgedehntem Maße verwendeten.

Legte man aber solche Thiere in das Karminwasser und untersuchte darauf entweder nach mehreren Stunden oder nach einigen Tagen die

inneren Höhlungen des Körpers, so wurde man gar arg enttäuscht; eine Wasseraufnahme ließ sich hier nicht nachweisen, da in den Blutlakunen niemals eine Farbe zu finden war.

Zur Kontrolle wurden mehrere Thiere, welche eben so abgetrocknet waren, wieder in fließendes Wasser zurückgebracht; dieselben lebten noch monatelang munter, so dass der Einwand, durch die starke Verdunstung seien die Funktionen des Thieres herabgesetzt und die Thätigkeit der Pori aquiferi aufgehoben worden, nicht stichhaltig ist.

Andere Muscheln kamen, nachdem sie viel Wasser durch Verdunstung abgegeben hatten, in einen ziemlich dicken Farbebrei; auch bei ihnen zeigte sich nicht die geringste Spur der Farbe im Körper, obwohl die äußere Oberfläche des Fußes roth bemalt erschien und dadurch den Nachweis lieferte, dass der Fuß im Breie ausgestreckt und bewegt worden war.

Die einzige Höhlung im Muschelkörper, an welcher sich jederzeit Farbekörner und meistens in großer Masse nachweisen lassen, ist der Darmkanal; derselbe ist gewöhnlich in seinem ganzen Verlaufe prall mit Farbe erfüllt, in höherem Grade bei Muscheln, welche vorher durch Verdunstung einen Theil ihres Wassers verloren hatten.

Dieser Befund giebt einen Hinweis auf die Art, wie das Wasser von den Muscheln wahrscheinlich aufgenommen wird.

Griesbach konnte eben so wenig den Eintritt von Karminpulver in den Fuß großer Anodonten und von Cyclas cornea direkt sehen, dagegen will er das bei jungen Exemplaren von Anodonta wirklich beobachtet haben. Allein trotz oftmaliger Wiederholung dieser Versuche an kleinen Anodonten und den durchsichtigen Embryonen aus der Bruttasche von Cyclas cornea var. Sandbergeri und ausdauernder Beobachtung derselben unter dem Mikroskope konnte ich nie einen Porus und das Eintreten der Farbepartikelchen in denselben erkennen. Das feine Farbepulver wurde in der Nähe des Fußes von den schlagenden Wimpern zwar in Bewegung gesetzt, hin und her gewirbelt, aber der Hauptstrom lief längs der Fußkante zum Munde hin, ohne dass sich in der Gegend der Pori besondere Strömungsrichtungen beurkundet hätten. Einzelne Körnchen freilich wurden seitlich geschleudert und von den Wimpern längs der Wand des Eingeweidesackes fortgetrieben; kamen sie dabei auf die dem Beobachter abgewandte Seite des Leibes, so hatte es wohl den Anschein, als seien die Farbekörnchen ins Innere des Körpers gerathen; doch genaueres Zusehen zeigte sofort, dass dies nur optische Täuschung sei.

Griesbach hält für eine überzeugende Erscheinung des Wassereintrittes am ausgestreckten Fuße die Strudelbewegungen (Griesbach, p. 40),

in welche fein vertheilte Substanzen in der Nähe der Fußschneide gerathen; allein er vergisst, dass durch die Wimperbewegung der Epithelzellen auf dem ganzen Fuße kleine Strudel und Wirbel erzeugt werden müssen, in welche die im Wasser schwimmenden Farbekörnchen hineingezogen werden. Denn die Bewegungsrichtung der auf den Epithelzellen stehenden Wimpern ist nicht durchgängig die gleiche, sondern ändert sich nach verschiedenen Achsen; folglich müssen die nach verschiedenen Richtungen fließenden Strömungen, sobald sie auf einander stoßen, kleine Wirbel erzeugen. Wollte man diese Strudelbewegungen der Farbe als Beweis für die Wasseraufnahme betrachten, so könnte man mit gleichem Rechte den meisten wimpertragenden Thieren eine direkte Wassereinnahme zuschreiben.

IV. Die Wasserstrahlen.

Die Lehre von den Pori aquiferi und der durch dieselben besorgten Wassereinfuhr in das Blutgefäßsystem, welche wir im Vorhergehenden, theilweise durch die Angaben ihrer Vertheidiger selbst, wankend und zweifelhaft zu erweisen suchten, basirt auf der einzigen direkten Beobachtung, dass Muscheln, welche ihren Fuß weit aus dem Schalenraume herausrecken und in höchster Turgescenz halten, Wasserstrahlen aus ihrem Fuße hervorsprühen lassen, sobald man sie aus dem Wasser nimmt.

Es ist daher nothwendig, diese Beobachtung etwas näher zu verfolgen und den wahren Charakter der Erscheinung festzustellen.

Zunächst erinnere man sich, dass das Herausnehmen aus dem Wasser für die Muscheln eine totale Veränderung der ihnen sonst gewohnten Lebensverhältnisse bedeutet und dass unter normalen Verhältnissen dies nie eintritt. Eine solche zwangsweise Versetzung in eine neue Lebenslage erfahren eben nur Muscheln, welche in unsere Aquarien gebracht wurden, draußen im Seebecken oder im Flussbette bleibt ihnen diese Erfahrung vollkommen unbekannt. Man darf daher den großen Wasserabfluss aus dem Schalenraume und die am Fuße und Mantel hervorsprühenden Strahlen nicht schlechthin als Ausdruck einer normalen Lebensäußerung der Thiere betrachten, bevor man nicht erforscht hat, ob die Muscheln dasselbe thun, wenn man sie im Wasser selbst durch Reizung zur Kontraktion nöthigt? Diese Frage liegt so nahe, dass es höchst auffallend ist, wie keiner von den Anhängern der Wasseraufnahme auf diese Weise die Grunderscheinung seiner Theorie einer Kritik unterzog.

Zur Beantwortung dieses Punktes legte ich große Anodonten in Wasser, in dem fein vertheiltes Karmin suspendirt war und wartete, bis

dieselben ihren Fuß weit aus dem Schalenraume hervorgestreckt hatten; dann berührte ich die Fußkante plötzlich mit einem Glasstabe. Es erfolgte die bekannte Kontraktion des Fußes, deren Schnelligkeit und Gewalt man durch Verstärkung des Berührungsschlages bequem steigern kann. Würde nun aus irgend einem Porus oder einer anderen Öffnung am Körper Wasser entleert werden, so müsste sich dasselbe im gefärbten Wasser durch eine Bewegung der Farbetheilchen kenntlich machen, wie sie z. B. eintritt, wenn man einen Wasserstrahl aus der Injektionsspritze in das Farbwasser richtet. Deutlich konnte ich den Auswurf des Athemwassers aus dem Sipho sehen, aber niemals gelang es trotz der peinlichsten Aufmerksamkeit, einen Wasserstrahl aus dem Fuße oder Mantelsaum hervorkommen zu sehen.

Der Umstand, dass die Wasserstrahlen vom Thiere nicht ausgeworfen werden, sobald es im Wasser durch einen Angriff gezwungen wird den Fuß innerhalb der Schalen zu bergen, macht eine nähere Prüfung der Bedingungen nöthig, nach welchen die Wasserstrahlen austreten, wenn man das Thier aus dem Wasser nimmt. Dazu machte ich folgendes Experiment: Nachdem wieder große Anodonten ihren Fuß beträchtlich geschwellt hatten, führte ich zwischen die nun weit klaffenden Schalen in der Nähe des hinteren Schließmuskels einen Holzkeil ein, um das schnelle Zusammenklappen der Schale zu verhindern. Dann konnte ich die Muscheln aus dem Wasser nehmen, und ruhig das Einziehen des Fußes beobachten, ohne dass an irgend einer Stelle der Fußkante ein Wasserauswurf erfolgte.

Entfernte man jedoch den zwischen den Schalen eingekeilten Holzspan, so lange noch ein größeres Stück des Fußes aus dem Schalenraume stand, so traten sofort die bekannten Wasserstrahlen auf und es ist klar, dass der durch die zusammenklappenden Schalen auf den Fuß ausgeübte Druck die Ursache derselben war.

Aus diesen Experimenten geht unzweifelhaft hervor, dass beim Einziehen des Fußes in den Schalenraum unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn die Thiere im Wasser liegen, kein Wasserauswurf erfolgt; derselbe findet nur statt, wenn man die Muscheln mit ausgestrecktem Fuße außerhalb des Wassers zur Kontraktion antreibt. Dabei wird durch das allzu schnelle Schließen der Schale dem mit Flüssigkeit erfüllten Fuße der Raum zwischen den Schalenrändern entzogen, welchen er für sein Volumen unbedingt brauchte. Die Flüssigkeit kann auf dem Wege der nunmehr zusammengepressten und verengten Lakunen nicht schnell genug aus der geschwellten Muskelhaube entweichen, während diese durch ihre Kontraktion dem Blute immer mehr den Raum verkürzt und die Folge ist, dass die Flüssigkeit aus Fuß und Mantel durch

Zerreißung der Wandung entweicht. Das geschieht an solchen Stellen, gegen welche der Wasserdruck direkt wirkt und deren Struktur im Allgemeinen weniger Widerstand dagegen bietet als diejenige anderer Theile.

Es sprechen für die Natur der Wasserstrahlen als ein Kunstprodukt noch manche andere Beobachtungen; einmal zeichnet sich ihr Auftreten nicht durch eine besondere Regelmäßigkeit aus, da ein Wasserauswurf nicht jedes Mal sichtbar wird, wenn man die Muscheln aus dem Wasser nimmt, noch ist der Ort, wo sie ausgespritzt werden, ein streng bestimmbarer; ihre Zahl variirt in auffallender Weise und für die Behauptung ihrer Dreizahl wurde von Griesbach kein zureichender Grund angeführt. Manchmal kommen aus einem Porus sogar zwei Wasserstrahlen hervor.

Man kann ferner durch Einstich der Injektionsspritze in den Fuß eines lebenden Thieres, dessen Schalen durch einen eingeklemmten Holzkeil klaffend erhalten werden, denselben prall mit Karminwasser anfüllen und in das Optimum seiner Schwellung bringen; durch fortwirkenden Injektionsdruck kann man die im Fuße befindliche Flüssigkeit noch in stärkere Spannung versetzen, ohne dass ein Austritt der Wasserstrahlen erfolgt, obwohl das Thier stets danach strebt, den Fuß einzuziehen. Es läuft nicht einmal aus der Wunde, welche durch den Einstich einer absichtlich sehr grob gewählten Kanüle entstand, nach deren Entfernung Flüssigkeit aus. Aber entfernt man den zwischen den Schalen klemmenden Keil und klappt diese zusammen, dann tritt sofort eine Menge Wassers in Form feiner Strahlen aus. Trotzdem also hier für den Muschelorganismus die ungewöhnlichsten Verhältnisse herrschten und der hydrostatische Druck im Inneren des Fußes die normale Höhe weit überstieg, fand der Wasserauswurf doch nur dann statt, wenn der verengerte Schalenspalt einen weiteren Druck auf den Fuß herbeiführte.

Man kann daher aus den beschriebenen Experimenten wohl schließen, dass der Wasserauswurf aus den Pori nicht in die Reihe der normalen Lebensfunktionen gehöre. Vergleicht man auch Muscheln, von welchen die einen innerhalb des Wassers, die anderen außer demselben ihren Fuß einziehen, so springt sofort in die Augen, dass das Thier im Wasser weniger schnell und mit geringerer Kraft die Schalen zu schließen sucht, als es geschieht, wenn die Muschel, durch plötzliche Versetzung aus ihrem Aufenthaltsort in größter Erregung, dieselbe Handlung vornimmt. Dann überhastet sie den Verschluss der Schalen und zieht sich dadurch Verletzungen des Fußes zu, deren Ursache die ausspritzenden Wasserstrahlen sind.

Als Griesbach an kleinen Anodonten seine Beobachtungen über die Selbstinjektion derselben mit Karminpulver und Magnesia usta anstellte, hat er eben so wenig wie ich einen Wasserauswurf aus den Pori bemerkt (Griesbach, p. 32).

Nimmt man eine Muschel aus dem Wasser und wartet, bis diese ihren Fuß auf dem trocknen Boden ausgestreckt hat, so zieht sie auf Reiz den Fuß in den Schalenraum zurück, ohne dass Wasserstrahlen aus der Fußkante hervorspritzen. Auch diese Beobachtung hat Griesbach schon gemacht und daraus geschlossen: »wenn Wasserstrahlen an irgend einer anderen Stelle, als an dem Athem- und Kloakensipho hervordringen, so ist die Ursache stets in anormalen Verhältnissen zu suchen« (Griesbach, p. 41). »Am normalen Organismus tritt durch die Pori aquiferi Wasser nur ein.«

Weder anderen Untersuchern noch mir hat aber das Experiment bewiesen, dass die Wasseraufnahme durch Öffnungen am Fuße erfolgt und ich habe im Vorhergehenden den Schluss Griesbach's näher begründet, dass die Wasserstrahlen wirklich eine abnormale Erscheinung seien. Desshalb kann man mit den Worten ihres Entdeckers die Theorie der Wasseraufnahme durch Pori als unhaltbar bezeichnen; denn zur Auffindung der Pori gebrauchte Griesbach einzig und allein die Wasserstrahlen, welche aus dem Fuße austraten, nachdem er die Schalen »gelinde« zusammengepresst hatte, um das Rückziehen des Fußes zu verhindern (Griesbach, p. 27) und dabei wählte er willkürlich Strahlen aus, welche sich »durch größere Dicke und geringere Kraft« auszeichnen. Der »gelinde Druck« auf die Schalen war aber die Ursache, wesshalb die Wasserstrahlen hervordrangen.

Als ich schließlich durch lange Beschäftigung mit den Muscheln geübt war, die ihren Fuß ausstreckenden Thiere aus dem Wasser zu heben, ohne mit den Fingern einen Druck auf die Schale auszuüben, zeigte sich, dass die Wasserstrahlen nicht einmal zu den häufigen Erscheinungen gehören. Oft konnte ich zwanzig Najaden, deren Fuß weit aus der Schale stand, aus dem Wasser nehmen, ohne nur einmal zu sehen, wie ein Wasserstrahl die Fußkante zerriß, eine Beobachtung, die Keber schon bei seinen Untersuchungen auffiel und von ihm mitgetheilt wurde[1]. Ja es bedarf bei längerem Umgange mit den Muscheln einer ganz besonderen Aufmerksamkeit und der ausdrücklichen Absicht, die Wasserstrahlen zu sehen, um das Phänomen hervorzurufen, welches dem arglosen Beobachter so klar und regelmäßig in seinem Auftreten erscheint, dass er die Möglichkeit einer Täuschung nicht im

[1] Keber, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere. Königsberg 1851. p. 9.

entferntesten ahnt. Gar manche von den früheren Untersuchern, z. B. Meckel, Keber, Langer, von Hessling haben die Wasserstrahlen für Produkte einer Zerreißung erklärt, allein diese Angaben wurden übergangen, ohne dass ihre Berechtigung einmal kontrollirt worden wäre. Jetzt aber beweisen sie im Zusammenhange mit den von mir angestellten Experimenten unabweislich, dass die Grundlage, auf welcher Kollmann und Griesbach ihre Untersuchungen aufbauten, eine falsche war, daher sind auch die weiteren Folgerungen jener Autoren nicht mehr maßgebend.

Die Wasserstrahlen, welche man nur außerhalb des Wassers, also in einer den Muscheln wenig zusagenden Umgebung und dazu nicht einmal regelmäßig beobachtet, sind nicht die Anzeichen eines normalen Lebensprocesses der Muscheln, sondern sie sind pathologische Erscheinungen, die Folge eines gewaltsamen Zerreißens der Leibeswandung. Desshalb dürfen sie nicht die Grundlage einer physiologischen Theorie bilden.

V. Mechanische Betrachtungen.

Ich habe nun thatsächlich nachgewiesen, dass am normalen Thiere Öffnungen für die Einnahme des Wassers nicht existiren; aber wenn Jemand diesen Beweis noch nicht für genügend erachtete, die Lehre von der Wasseraufnahme zu stürzen, so entsteht für ihn die neue Schwierigkeit, über die mechanische Wirkungsweise jener Pori klar zu werden. Ich stelle daher im Nachfolgenden die Aussprüche aller Autoren, welche die Pori vertheidigen, über die Thätigkeit der letzteren zusammen.

Besonders deutlich treten die Pori nach Kollmann und Griesbach am ausgestreckten Fuße hervor und es findet dann die Wasseraufnahme in größerem Maße statt.

Da beide Autoren nur die Thatsache, nicht den Modus der Wassereinfuhr unter solchen Verhältnissen betonen, so wollen wir die Möglichkeit derselben etwas eingehender diskutiren:

Wie die roheste Beobachtung lehrt und auch allgemein zugegeben wird (Griesbach p. 40), »beruht das Ausstrecken des Fußes auf einem Erschlaffen der Gesammtmuskulatur und einer stärkeren Anfüllung der vergrößerten Lakunen durch Blut«. Es leuchtet Jedermann ein, dass die Erschlaffung der Fußmuskeln an und für sich nicht die Ursache sein kann, dass mit dem Fuße Bewegungen nach verschiedenen Richtungen des Raumes gemacht werden; denn durch das Aufhören der Muskelspannung wird der Fuß ein vollständig schlaffes Gebilde, welches eben so wenig, wie ein welker Laubspross, streng bestimmbare Bewegungsrichtungen einhält. Derselbe bleibt ruhig in der Lage verharren, in

welcher er gerade erschlafft ist und wenn er zufällig diese verändert, so ist das nur die Folge eines äußeren Anstoßes, etwa der Schwerkraft oder eines Berührungsschlages. Diese Verhältnisse kann man sich leicht zur Anschauung bringen, wenn man den ausgestreckten Fuß einer langsam abgestorbenen Muschel näher betrachtet; dort sind die Muskeln zwar sämmtlich erschlafft, so dass man den Fuß in alle möglichen Lagen künstlich bringen kann, allein es mangelt ihm das Vermögen, sich in irgend einer Lage zu behaupten, d. h., um einen technischen Ausdruck zu gebrauchen, es fehlt ihm die Biegungsfestigkeit. Die erschlaffte Muskulatur hat dem Fuße zwar die Fähigkeit eröffnet, sich nach beliebiger Richtung zu biegen, allein es fehlt für die nothwendig werdende einseitige Kontraktion den Muskeln in der Leibeswand noch der Angriffspunkt, gleichsam das innere Skelett, welches sie nach einer bestimmten Richtung beugen können.

Die Biegungsfestigkeit wird aber dem Fuße gewonnen, indem die als Blutwasser oder Hämolymphe bezeichnete Flüssigkeit sich zu bedeutender Menge in den Lakunen desselben ansammelt, und auf diese Weise die Turgescenz dieses muskulösen Gebildes bedingt und erhält. Wir wollen zunächst absehen von den Gründen, warum eine solche Aufstauung des Blutes möglich sei; die einfache Thatsache, dass wirklich eine gewaltige Anfüllung des Fußes durch Flüssigkeit stattfinde, ist Jedem, der den geschwellten Muschelfuß sah, in der Erinnerung. Wird doch durch die Ansammlung der Flüssigkeit — mag es nun Blut oder Wasser sein — die Muskelhaube des Fußes zu einer fast durchsichtigen Blase aufgebläht!

Damit nun der Fuß zur Wirksamkeit als Lokomotionsorgan befähigt werde, müssen bestimmte Beziehungen zwischen der im Inneren stehenden Flüssigkeit und seiner erschlafften Muskelwand stattfinden. Durch die in den Lakunen des Fußes sich aufstauende Flüssigkeit, welche vom Herzen her immer neuen Zufluss erhält, wird ein merkbarer Druck gegen die Muskelwand desselben ausgeübt und diese passiv gedehnt, während umgekehrt durch die Elasticität der Muskulatur, welche einer allzugroßen Ausdehnung entgegenwirkt, die Spannung der Blutflüssigkeit erhalten wird. Diese beiden Kräfte halten sich am geschwellten Fuße gegenseitig im Gleichgewichte; denn steigerte sich der hydrostatische Druck, so müsste unfehlbar die Leibeswand zerreißen, oder bekäme das Bestreben der Muskulatur sich zu kontrahiren das Übergewicht, so würde das Blut aus dem Fuße in andere Körpertheile gepresst werden.

Der Turgor des Fußes bleibt daher so lange bestehen, als sich das Lokomotionsorgan der Muscheln im Zustande seiner Anschwellung befindet und wenn es sich um eine einfache Blase handeln würde, wäre

der gegenseitige Druck zwischen Blut und Leibeswand an allen Punkten der gleiche. Aber die anatomische Untersuchung des Fußes liefert uns verschiedene Befunde, welche dieses Gleichgewichtsverhältnis stören. Denn außer den senkrecht und den schräg vom Schlosse bis zum unteren Fußrand verlaufenden Längsmuskeln der Leibeswand ziehen sich ansehnlich starke Platten von Quermuskeln durch den Eingeweidesack und die Muskelhaube in horizontaler Richtung (das Thier wird in aufrecht stehender Stellung gedacht, wie sie bei der Ortsbewegung eingenommen wird). Ihre Bedeutung ist sofort klar: sie dienen lediglich als Antagonisten gegen eine allzu starke Ausdehnung des Fußes in die Breite und wirken durch die während der Schwellung eintretende Kontraktion verschmälernd auf den Eingeweidesack, so dass sich in den Lakunen desselben wenig Blut ansammeln kann, sondern wird durch die vordere Pedalarterie direkt in die Muskelhaube getrieben. Während also am geschwellten Fuße die passiv gedehnte Längsmuskulatur in normale Verhältnisse zurückzukehren sucht und das Bestreben hat, die Blutflüssigkeit in andere Körpertheile, hier zunächst in den Eingeweidesack, zu treiben, widerstehen die kräftigen Quermuskeln, die im Eingeweidesacke und besonders an der Grenze desselben gegen die Muskelhaube sehr stark entwickelt sind, einer Bewegung des Blutes in dieser Richtung. Es kann daher der hydrostatische Druck, unter welchem das Blut im turgescirenden Fuße steht, nur noch nach einer Richtung ungehindert wirken, nämlich gegen die freie Fußkante, er ist die Ursache, warum dieselbe immer weiter hervorgetrieben wird. Die Wandung der Fußschneide ist nun so fest aus Muskelfasern zusammengefügt, dass der in gewöhnlichen Fällen herrschende Blutdruck nicht im Stande ist, sie zu zersprengen. Verstärkt man jedoch die Spannung »durch sanften Druck auf den angeschwellten Fuß« (Griesbach p. 27), so tritt ein Riss der Fußwand ein und die bekannten Wasserstrahlen entweichen. Ihre Mächtigkeit und Dicke giebt zugleich ein annäherndes Maß für den hydrostatischen Druck, der im Fuße herrscht.

Nach dieser Darlegung ist es geradezu unverständlich, in welcher Weise die an der Fußschneide befindlichen Einfuhröffnungen (Griesbach p. 43, These 8) eigentlich ihrer Aufgabe gerecht werden sollen. Der gegen die Fußkante gerichtete Blutdruck äußert seine Wirkung natürlich auch gegen die zunächst liegenden Seitenwände und versetzt den ganzen unteren Theil der Muskelhaube in eine hohe passive Ausdehnung und Spannung. Befinden sich also Spalten am Fuße, so müssen dieselben durch die ringsum liegende, sehr straff gedehnte Muskulatur vollkommen verschlossen werden. Denn die drei neuerdings beschriebenen Wasserporen besitzen keine specielle Einrichtung, welche den Verschluss oder

das Klaffen der Öffnungen besorgen könnte (Griesbach p. 36). Ihr charakteristischer Unterschied gegen andere Punkte der Fußschneide ist lediglich der, dass das Epithel sich gegen die Lakunen einsenkt und in der Tiefe des Spaltes verschwindet; ein besonderer Schließmuskel, welcher unabhängig von dem Kontraktionszustande der übrigen Fußmuskulatur, die Wasseröffnungen erweitern oder unsichtbar machen könnte, existirt nicht und ein Verschluss ist nur möglich durch eine Kontraktion des Fußes selbst.

Am ausgestreckten Fuße wird jedoch durch den gegen die Kante gerichteten Blutdruck die dort in sagittaler Richtung verlaufende Muskulatur so stark gedehnt, dass sie sich eng an einander schließt und die dazwischen liegenden Spalten vollkommen komprimirt und der Druck, welcher gegen die seitlichen Wandungen der turgescirenden Muskelhaube gerichtet ist, dient nur dazu, die Spannung der sagittalen Muskeln zu erhöhen und das Klaffen der Ränder von den Pori, wie man dasselbe nach Griesbach am ausgestreckten Fuße bemerken soll, unmöglich zu machen. Die Pori aquiferi können daher am vollständig geschwellten Fuße keine Thätigkeit leisten, da sie vermöge der sie allseitig umgebenden Muskulatur, die sich in der größten Dehnung befindet, so zusammengedrückt werden, dass eine Wassereinfuhr in jeder Hinsicht zu den Unmöglichkeiten gehört.

Da wir mit der Frage nach der mechanischen Funktion der Pori einmal das Reich der Hypothesen betreten haben, so wollen wir die in voriger Diskussion als unrichtig abgewiesene Behauptung für kurze Zeit als der Wahrheit entsprechend betrachten und uns klar darüber zu werden versuchen, wie Wasser durch die Pori in die Lakunen kommen könnte, wenn diese am ausgestreckten Fuße geöffnet wären? Der Druck des in den Lakunen des Fußes aufgestauten Blutes würde natürlich gegen die Fußkante wirken, wie oben beschrieben wurde und müsste durch die Pori, welche zum Zwecke der Wassereinfuhr weit geöffnet ständen, alles Blut nach außen treiben; denn der Gleichgewichtszustand zwischen dem hydrostatischen Drucke und der Elasticität der Muskeln würde sofort aufgehoben, wenn das Blut einen bequemen Ausweg fände, um dem auf ihm lastenden Drucke zu entgehen. Es müsste also das Blut in drei kräftigen Strahlen aus dem angeschwellten Fuße entweichen und die Muschel dürfte nur zwei- oder dreimal auf diese Weise ihren Fuß ausstrecken, um sich ihrer gesammten Blutmenge zu entledigen. Damit aber Wasser durch die einfachen Löcher, welche man als Pori aquiferi bezeichnet, aufgenommen werde, wäre eine Kraft nöthig, die stärker wäre als der gegen die Fußschneide wirkende Blutdruck. Denn das eindringende Wasser, welches in die

Lakunen kommen soll, muss doch zuerst dem Drucke des im Fuß gestauten Blutes Widerstand leisten, das gern aus der geschwellten Muskelhaube entweichen möchte. Da aber eine solche große Druckkraft, welche Wasser in die Pori einpumpte, außerhalb des Muschelkörpers nicht zu finden ist, und eben so wenig ein geeigneter Angriffspunkt für diese, so zeigt sich auch hier wieder die Schwäche dieser Theorie. Man könnte jetzt nur noch behaupten, dass das Wasser in die Pori durch eine Saugwirkung derselben gelange. Da die Pori selbst nicht mit einer eigenen Muskulatur ausgestattet sind und daher selbständig durch deren Arbeit kein Wasser in den Fuß saugen können, so wird man darauf angewiesen, die Kraft, welche saugend wirken könnte, innerhalb des Leibes der Muschel zu suchen. Aber es bietet sich keine Einrichtung dar, welche unser Bestreben unterstützen könnte. Der gesammte Blutdruck strebt direkt gegen die Fußkante und eine saugende Wirkung des Herzens, welche Wasser durch die Pori einführen würde, ist nicht wohl anzunehmen, da diese, wie wir weiter unten zeigen werden, ihren Einfluss nicht bis in die Lakunen des Fußes ausdehnen kann.

Soll wirklich durch die Pori aquiferi Wasser eingesogen werden, dann muss bei dem unvollkommenen Kreislaufe der Lamellibranchier ein völlig von den Blutlakunen gesonderter Kanal nachgewiesen werden, der durch besonders eingerichtete Muskulatur befähigt wäre, die Rolle eines Pumpwerkes zu spielen. Eine derartige Beobachtung wurde bis jetzt nicht gemacht und Querschnittserien lehren, dass von einem gesonderten Wasserkanal keine Rede sein darf.

Der Gedanke, dass das Wasser in den Poren aufsteige, wie etwa in einer Kapillarröhre, bleibt eben so hypothetisch, da nach der Beschreibung Griesbach's die Pori eine besondere Wandung gar nicht besitzen, sondern als einfache Spalten sofort in die Lakunen führen.

»Dass Wasser selbst bei ausgestrecktem Fuße aufgenommen wird, davon kann sich Jeder selbst an den Strudelbewegungen überzeugen, in welche fein vertheilte Substanzen in der Nähe der Fußschneide gelangen.« (Griesbach p. 40.) Wie wenig diese Beobachtung für eine Wasseraufnahme beweisend sei, habe ich schon oben erwähnt; jene Strudelbewegungen sind nur durch die Wimperzellen an der Fußoberfläche erzeugt. Denn die allereinfachste Überlegung zeigt, dass durch die in verschiedenen Ebenen stehenden und nach den mannigfachsten Richtungen schlagenden Wimpercilien eine Menge kleiner Strudel gebildet werden, welche den Ort und die Thatsache einer Wasseraufnahme nicht bezeichnen können.

Man mag also die Einfuhr des Wassers durch Pori während der Turgescenz des Fußes von jeder, irgend wie möglichen Seite aus be-

trachten, stets stößt man auf Schwierigkeiten, welche nicht leicht von der Hand zu weisen sind und welche eine Annahme jener Theorie nicht ohne Weiteres erlauben.

Nun soll nicht nur am ausgestreckten Fuße, sondern noch unter anderen Umständen die Wasseraufnahme durch die Pori aquiferi möglich sein.

Kollmann[1] sagt: eine Wasseraufnahme findet am eingezogenen Fuße zwischen den Schalen statt, und Griesbach glaubt ebenfalls annehmen zu dürfen (Griesbach p. 39), dass »zur Aufnahme von Wasser nicht etwa das Ausstrecken des Fußes unbedingt erforderlich sei«. Nach ihm wird Wasser nicht nur temporär, sondern permanent aufgenommen. »Dafür sprechen seine Beobachtungen des unter strudelartiger Bewegung stattfindenden Einschlüpfens von gefärbten Substanzen durch die leicht geöffneten Schalen oder durch Mantelschlitze in der Nähe der Pori aquiferi oder, wenn hier die Schalen geschlossen, durch den Athemsipho, wobei alsdann eine Strömung über die Seitenfläche des Fußes zu den Pori aquiferi verläuft.« Griesbach's direkte Beobachtungen geben aber für die angeführte Behauptung keinen Anhaltspunkt (Griesbach p. 28), da er zwar die Karminkörnchen in den Mantelschlitz oberhalb der Pori hineinschlüpfen, jedoch nie in den Wasseröffnungen selbst verschwinden sah und eben so wenig die Farbe nachher im Fuße nachweisen konnte. Außerdem ist es selbstverständlich, dass das Wasser, welches hinten in den Sipho eingesogen wird, herumschwimmende Farbekörnchen in seine Strömung zieht und in den Schalenraum hineinträgt. Der Beweis aber, dass die Farbe in die Pori eindrang, ist nicht geführt und es ist doch ein sehr merkwürdiger Schluss, dass Wasser durch Öffnungen aufgenommen werde, weil ein Wasserstrom an der Gegend vorbeiläuft, wo man dieselben vermuthet.

Andererseits giebt Kollmann[2] folgende Darstellung: »Die Spalte liegt im muskelreichsten Gebiete des Fußes und jedes Zurückziehen muss naturgemäß die Öffnungen verschließen. Nur dann, wenn die Muskelbündel der Kante erschlafft sind, öffnen sich die Ränder.« Aus dieser Erklärung darf man wohl schließen, dass im Widerspruche zu der vorher angeführten Meinung Kollmann's die Pori am eingezogenen Fuße nicht funktioniren können, weil sie durch Muskelkontraktion fest zusammengepresst sind. Zudem giebt Griesbach anderen Untersuchern, welche ein negatives Resultat in Betreff der Existenz der Pori erhalten haben, zu bedenken, dass diese Öffnungen durch Zurückziehen

[1] Kollmann, Kreislauf bei Lamellibranchiern. p. 99.
[2] Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXVI. p. 97.

des Fußes vollkommen unkenntlich gemacht und nicht mehr aufzufinden seien.

Es ist klar, dass diese entgegengesetzten Angaben sich keinesfalls mit einander vereinen lassen und dass der Widerspruch, in welchen jeder dieser beiden Forscher mit sich selbst geräth, nicht leicht sich lösen lässt, aber sie liefern einen werthvollen Beitrag zu der Erkenntnis, dass die Lehre von der Wasseraufnahme der Muscheln nicht genügend befestigt sei.

Wie diese inneren Widersprüche bei den Entdeckern der Wasseraufnahme bezeugen, wächst die Schwierigkeit, eine Erklärung für die Funktion der Pori zu finden, wenn der Muschelfuß innerhalb der Schalen geborgen ist, in bedeutendem Maße. Zwar fehlt unter diesen Verhältnissen der hohe Blutdruck auf die äußere Leibeswand, welcher der Einfuhr von Wasser direkt widersteht, eben so wenig sind die Muskeln des Fußes durch den hydrostatischen Druck derartig gedehnt, dass die Pori nicht klaffen können; daher könnte man vielleicht, allzu voreilig, schon frohlocken, dass die Wasseröffnungen schließlich doch Aussicht hätten, eine Anstellung im Organismus zu finden. Jedoch eine kurze Betrachtung der Erscheinungen, welche beim Rückziehen des Fußes auftreten, ergiebt, dass diese Hoffnung nicht erfüllt werden wird. Sobald die Muschel ihren Fuß zwischen die Schalen zurückbewegen will, wird der antagonistisch wirkende Blutdruck, welcher im geschwellten Fuße herrscht, aufgehoben, das Blut wird durch die jetzt wieder thätig gewordene Muskulatur aus dem Fuße in andere Körpertheile gepresst und große Bluträume und Kanäle verschwinden durch die ausnehmend starke Kontraktion der Muskelhaube. Die bedeutendste Abnahme des Volumens weist der untere Theil des Fußes auf und mikroskopische Querschnitte aus dieser Gegend zeigen nur Muskelfasern, die sich nach allen Richtungen kreuzend keinen Zwischenraum unter einander lassen und nach außen vom Epithel überkleidet sind. Man muss daher Kollmann und Griesbach in dieser Beziehung beistimmen: durch die Kontraktion des Fußes wird auch die Fußkante so sehr zusammengezogen, dass die Pori bis zur Unkenntlichkeit verschlossen werden. Eine Wasseraufnahme aber während dieses Zustandes ist absolut unmöglich.

Denn wollte man auch annehmen, dass die Pori am eingezogenen Fuße offen ständen und klafften, so könnte eine Wasseraufnahme trotzdem nicht stattbaben, da die Muskelhaube in einiger Entfernung von der Kante durch ihre Kontraktion eine einheitliche, nur spärlich von Hohlräumen durchzogene Masse bildet. Durch die dicke Lage der Fußmuskulatur wäre dann die Kommunikation der Wasseröffnung mit den viel höher gelegenen Blutlakunen gänzlich versperrt.

Natürlich bleibt auch für diesen Fall als nothwendige Bedingung für die Wasseraufnahme die Forderung nach einer Saugevorrichtung bestehen, ohne dass eine Spur eines derartigen Pumpwerkes bei den Muscheln zu finden wäre.

Wir gelangen zu den Schlusse, dass eine Wasseraufnahme durch die von Griesbach beschriebenen Pori aquiferi nach physikalischen Grundregeln weder am ausgestreckten noch am eingezogenen Fuße vorkommen kann. In beiden Fällen werden durch mächtige Druckkräfte die Pori einfach zugesperrt, so dass sie dem Organismus der Muscheln keinen Nutzen bringen, und andere anatomische Einrichtungen, welche die Wasseröffnungen erst zur Thätigkeit befähigten, sind nach Griesbach's Untersuchungen nicht gegeben.

Diese Schwierigkeit, das mechanische Problem der Wasseraufnahme in wirklich befriedigender Weise zu lösen, haben alle Anhänger derselben bis jetzt klugerweise vermieden und sich begnügt, die anatomische Thatsache der Öffnungen zu behaupten. Nur Kollmann fand in seiner ersten Mittheilung[1] die Erscheinung der direkten Aufnahme von Wasser ins Blut sehr überraschend, »doch dürfen wir nicht vergessen, dass von dieser Fähigkeit wahrscheinlich ein mäßiger Gebrauch gemacht wird«. Es geht hier wie bei den Problemen der thierischen Psychologie; sobald man eine exakte physikalische Erklärung nicht schnell zur Hand hat, nimmt man seine Zuflucht zu dem unbestimmten Begriffe der geistigen Kraft. Weil die Art und Weise der Wasseraufnahme durch Poren nicht klar war, stellte man ihre Funktion unter die Oberhoheit der Willkür des Thieres. Man braucht kaum zu erwähnen, dass solche Erklärungen das Verständnis der Vorgänge, welche die Wasseraufnahme verursachen, nicht im geringsten fördern.

Die Beweise für eine Wasseraufnahme sind, wie wir bis jetzt gezeigt haben, nicht stichhaltig und die direkte Thatsache, dass Wasser in die Pori einströme, wurde von Griesbach nicht konstatirt. Dafür zieht Kollmann mit besonderer Freude zur Unterstützung seiner Lehre die Beobachtungen von Sabatier über die Miesmuschel herbei, »dessen bestimmte Angaben man nicht ohne Weiteres hinwegleugnen könne«[2]. Das Experiment[3] ist folgendes: Man lässt das zwischen den Schalen einer Miesmuschel enthaltene Wasser ablaufen und legt das Thier seitlich auf eine Schalenhälfte in ein Wasserbecken, wobei der Wasserspiegel nur ungefähr die halbe Masse des Thieres begrenzt und die

[1] Kreislauf bei Lamellibranchiern etc. p. 99.

[2] Kollmann, Pori aquiferi. p. 18.

[3] Sabatier, Anatomie de la Moule commune. Annales des sciences naturelles. 6. sér. tom. V. p. 53.

andere Schalenhälfte frei aus dem Wasser ragt. Man kann dann beobachten, dass die Muscheln bald ihre Schalen öffnen, den Fuß herausstrecken und in die Flüssigkeit tauchen, pour aspirer le liquide par des mouvements vermiculaires de bas en haut.

Man fragt erstaunt, wo liegt die unumstößliche Beweiskraft dieses Versuches? Denn wenn Muscheln in einer für sie ungewohnten Lage mit dem einzigen Organe, das ihnen eine Erforschung der nächsten Umgebung möglich macht, mit dem Fuße Bewegungen nach mannigfachen Richtungen des Raumes ausführen, so kann man daraus doch nicht mit logischer Schärfe auf eine Wasseraufnahme schließen. Es ist lediglich eine Vermuthung Sabatier's, dass Mytilus durch die schlangenartige Bewegung ihres Fußes Wasser einsauge und er sucht den mechanischen Vorgang eben dort näher zu erläutern, allein den thatsächlichen Beweis für seine Ansicht hat er nicht geführt.

Ähnliche Beobachtungen kann man auch an unserer gewöhnlichen Anodonta anstellen, wenn man dieselbe in eine ungewohnte Stellung bringt, also z. B. auf den Rücken stellt oder frei in die Luft aufhängt, und man wird höchlichst verwundert auf die leichte Beweglichkeit und die merkwürdige Formveränderung ihres Fußes blicken, dessen plumper Gestalt während der Ruhe man keine solche Freiheit der Bewegung zutraute.

Muscheln wurden über gefärbte Flüssigkeiten in der Weise aufgehangen, dass ihr geschwellter Fuß gerade noch in dieselbe tauchen konnte und der Erfolg bewies, dass die angeblichen Öffnungen ihre Existenz durch das Einsaugen des farbigen Wassers nicht bekunden konnten.

Sabatier ist übrigens der Einzige, welcher das Bedürfnis erkannte, auch die Mechanik der Wassereinfuhr näher ins Auge zu fassen. Es wird daher nothwendig, nachdem wir die Möglichkeit einer Funktion der Pori im Vorhergehenden abgewiesen haben, seine Ansichten einer näheren Betrachtung zu unterziehen.

In wahrheitsgetreuer Weise schildert Sabatier, dem nach seinen Untersuchungen der Wasserweg ins Blutgefäßsystem offen steht, die Vertheilung der Muskulatur an dem vorderen Theile des Fußes, wo sich der im Querschnitte dreieckige Wasserkanal befindet und er hebt besonders hervor[1], dass alle sich dort vertheilenden und an der Haut inserirenden Muskelfasern mit den großen hinteren Rückziehmuskeln des Fußes in Verbindung stehen und als direkte Verlängerung desselben der Achse des Fußes parallel nach vorn verlaufen. Durch diese Einrichtung ist es natürlich selbstverständlich und Sabatier hat das auch ausge-

[1] Ann. sc. nat. 6. sér. tom V. p. 52—53.

sprochen (l. c. p. 52), dass die Kommunikation des Wasserkanales mit den Bluträumen des Fußes aufgehoben wird, sobald sich der Fuß in den Schalenraum zurückzieht; in Folge der Kontraktion des Rückziehmuskels wird der vordere, wurmförmige Theil des Fußes so stark zusammengezogen, dass sogar der vorher deutlich sichtbare Porus an der Spitze des Fußes vollkommen verschwindet und unkenntlich wird. Sabatier erklärt desshalb eine Wasseraufnahme in diesem Zustande für absolut unmöglich und wir haben keinen Grund, gegen diesen Schluss irgend welchen Einwand zu machen; denn wir hatten früher nachgewiesen, dass auch bei Anodonta durch die Kontraktion des Fußes den drei Wasseröffnungen ihr Arbeitsfeld völlig verschlossen wird.

Die Wasseraufnahme findet nur statt, »wenn die Muskeln am Fuße erschlaffen: dann verlängert sich der Fuß beträchtlich, die Wasseröffnung kommt an seine Oberfläche und wird klaffend und das Wasser dringt in die unteren Lakunen. Dann folgen antiperistaltische Kontraktionen, welche vom freien Ende des Fußes zu dessen Basis fortschreiten, und wurmförmige Bewegungen des Fußes; diese treiben das Wasser in die Höhe, d. h. in die Blutlakunen, und ermöglichen zu gleicher Zeit einen erneuten Wassereintritt, indem sie an der Öffnung und in den unteren Lakunen eine saugende Wirkung äußern[1].«

Zunächst ist an dieser Erklärung der Punkt auszusetzen, dass eine Erschlaffung der Muskulatur allein das Ausstrecken des Fußes verursachen soll. Letztere ist natürlich nöthig, damit der Fuß aus dem Schalenraume hervorkomme, aber nicht die einzige Ursache der Ausdehnung. Denn wenn man Muscheln nach der von Sabatier angegebenen Weise in angesäuertem Wasser absterben lässt, so dass wirklich alle Muskeln erschlafft sind, dann zeigt doch eine vergleichende Messung zwischen dem ausgestreckten Fuße des langsam getödteten Thieres und dem einer lebenden Muschel erhebliche Differenzen. Der ausgestreckte, gänzlich erschlaffte Fuß der todten Muschel ragt lange nicht so weit über den Schalenrand hinaus, als der Fuß eines lebenden Thieres und es ist platterdings unmöglich, jenen in der Art über die Schale zu beugen, dass er nur in die Nähe des Schlossrandes reichte.

Der Grund davon ist folgender: Bei der langsam getödteten Muschel, deren Fuß aus dem Schalenraume hervorragt, sind die großen am oberen Theile der Schale sich inserirenden Rückziehmuskeln und die bis an die Spitze des Fußes als ihre direkte Verlängerung sich erstreckende Längsmuskulatur zwar erschlafft, aber Querschnitte durch den Fuß zeigen die Lakunen und Blutsinusse mehr oder weniger verkleinert und

[1] Sabatier, l. c. p. 53.

verdeckt, während die Lakunen des Eingeweidesackes eine ansehnliche Ausdehnung besitzen. Eine Vergleichung dieses Fußes mit dem wirklich ausgestreckten und geschwellten Lokomotionsorgan eines lebenden Thieres beweist dann, dass an diesem hauptsächlich die untere Muskelhaube oder der muskulöse Spinnfinger in einem bedeutenden Grade ausgedehnt ist und dass gerade dessen Lakunen zu einer enormen Größe angeschwollen sind.

Wird also der Fuß vom lebenden Thiere aus den Schalen herausgestreckt, so muss noch ein zweiter Faktor dazu mitspielen, um eine wirkliche Schwellung des Fußes herbeizuführen und das ist die im Körper enthaltene Flüssigkeit. Es ist, wie wir schon oben für Anodonta ausführten, eine starke Anfüllung der Lakunen im Fuße mit Blutflüssigkeit und die Wechselwirkung zwischen dem hydrostatischen Drucke der aufgestauten Flüssigkeit und der passiv gedehnten Muskelwand des Fußes der Grund, wesshalb der Muschelfuß so weit aus dem Schalenraume herausgetrieben wird.

Durch den im Inneren herrschenden Turgor würden aber alle Öffnungen, die zwischen den Muskelfasern in die Lakunen führen sollen, sofort verschlossen, da die nach allen Richtungen sich kreuzenden Muskeln passiv gedehnt werden und sich nahe zusammenlagern. Wäre dennoch eine Öffnung vorhanden, so müsste die in den Lakunen unter einem gewissen Drucke stehende Flüssigkeit eher durch sie entweichen, als dass neues Wasser in den Fuß eintreten könnte.

Das Wasser kann also auf keinen Fall in der einfachen Weise in die unteren Lakunen des Fußes eintreten, wie dies Sabatier für möglich hält.

Die peristaltischen Bewegungen, welche am ausgestreckten Fuße von der Spitze zur Basis ziehen, können aber nur unter der Bedingung einer Weiterbewegung des Wassers dienlich sein, wenn ein Klappenapparat oder ein sphinkterartiger Ringmuskel am Wasserporus vorhanden wäre, welcher mit Eintritt der peristaltischen Kontraktionen die Öffnung sofort verschließt und ein Entweichen des Wassers nach außen verhindert. Man kann diese Forderung vielleicht am einfachsten sich zur Anschauung bringen, indem man den sog. Spinnfinger von Mytilus mit einem Gummischlauche vergleicht, dessen eine Öffnung den Porus, dessen andere die Mündung des Wasserkanales in die Blutlakunen des Fußes darstellt. Hat man den Schlauch vorher mit Wasser angefüllt und wünscht dasselbe in der Richtung gegen die Lakunen zu treiben, so ist es selbstverständlich, dass man zuerst die vordere Öffnung verschließt und durch successives Zusammenpressen der Wandung das Wasser vorwärts treibt. Allein an dem Fuße von Mytilus konnte bislang keiner

von den Forschern einen derartigen Verschlussmechanismus nachweisen und zudem ist die Muskulatur am Fuße nicht ringförmig angeordnet, sondern verläuft vielmehr parallel der Achse des Spinnfingers, so dass eine wirkliche peristaltische Kontraktion desselben unmöglich ist.

Noch bedenklicher steht es um die Lehre, es wirke die peristaltische und wurmförmige Bewegung des Fußes zugleich saugend im Wasserkanale und führe dadurch neues Wasser durch den Porus in die vorn liegenden Lakunen, während durch die fortschreitende Peristaltik das vorher eingepumpte Wasser in die höher gelegenen Bluträume gerathe. Denn eine Aspiration von Wasser in das Wasserrohr könnte nur dann entstehen, wenn der Hohlraum desselben nach seiner Entleerung gegen die Blutlakunen aus dem Zustande der größten Kontraktion sofort wieder in das Stadium der Erweiterung einträte. Dazu müsste eine elastische Wandung des Wasserrohres selbst vorhanden sein, welche dem Drucke der umgebenden Muskulatur antagonistisch entgegenwirkte und diese nach ihrer Kontraktion, wenn sie eben zu erschlaffen beginnt, durch ihr Bestreben sich auszudehnen überböte. Auch hierfür bieten sich keine anatomischen Anhaltspunkte; Sabatier beschreibt an seinem Wasserkanale keine elastischen Wandungen und die Vertheilung der Muskulatur im Spinnfinger macht einen Gegensatz von erschlafften und eben sich kontrahirenden Muskelfasern an verschiedenen Theilen des Fußes unmöglich: denn Sabatier erklärt selbst, dass die Muskeln im Fuße parallel der Achse desselben verlaufen. Beginnt nun die Muskulatur am vorderen Ende ihre Kontraktion, so schreitet diese vorwärts bis zu den Rückziehmuskeln und das vordere Ende des Fußes kann nicht eher wieder erschlaffen, bevor nicht die weiter innen im Leibe gelegenen Muskelpartien ihre Kontraktion auflösen. Sobald also die Wasseröffnung eingezogen wurde, bleibt sie geschlossen, bis der ganze Fuß wieder erschlafft und dann ist ihre Funktion unmöglich, weil der in den Lakunen herrschende Blutdruck die Öffnung verschließen wird.

So bietet sich für keine dieser nach mechanischen Principien absolut erforderlichen Beziehungen ein thatsächlicher Anhaltspunkt; im Fuße von Mytilus sind eben die Verhältnisse nicht gegeben, welche den von Sabatier aufgestellten Thesen entsprächen, daher müssen wir dieselben als der Wahrheit nicht gleich kommend verwerfen.

Übrigens verdient die von Sabatier als Porus aquiferus bezeichnete Öffnung am Spinnfinger von Mytilus nach den gleichlautenden Ergebnissen mehrerer Untersucher diesen Namen nicht mehr, da sie eben nicht in einen Wasserkanal und die Blutlakunen führt. Sie stellt vielmehr nur die Öffnung einer allseitig blind geschlossenen Drüse dar, die niemals befähigt sein kann dem Blute Wasser beizumengen.

Ferner ist der Wasserkanal, welcher nach Sabatier an der Unterseite des Spinnfingers verlaufen soll, keine Röhre, sondern eine einfache Einsenkung, eine Rinne, in welcher der Byssusfaden vorgeschoben wird. Wenn das Thier den Byssusfaden irgendwo fest macht, so ist es gerade die vorderste Spitze des Fußes, welche den Faden anheftet und bis zu dieser wird der Faden in der Rinne geschoben [1]. Es ist daher einleuchtend, dass weder der sog. Wasserporus noch der Wasserkanal der Einfuhr von Wasser in das Blutgefäßsystem vorstehen können. Schwere physikalische und anatomische Einwürfe ergaben sich uns, als wir der Wasseraufnahme bei Mytilus näher nachforschten, so dass wir die oben angeführte Theorie Sabatier's als vollkommen gescheitert bezeichnen müssen.

Für andere Lamellibranchier, z. B. Pecten und Spondylus, hat Kollmann den Fuß direkt als Wasserröhre bezeichnet, weil er denselben einzig und allein als ein Organ zur Regulirung der Wasseraufnahme betrachtete Kollmann, Kreislauf, p. 99). Zur Motivirung seiner Behauptung brachte er weder mechanische noch anatomische Erklärungen und nach der obigen Diskussion dürfte es auch sehr schwierig werden, eine einigermaßen plausible Darstellung ihrer Funktion zu liefern. Es bestehen hier dieselben physikalischen Forderungen, die wir oben für Anodonta und Mytilus etwas weitläufiger erörtert haben und wir können um so leichter hierüber weggehen, da andere Forscher die Natur der an den Wasserröhren sichtbaren Spalten und Säcke als Drüsen und Drüsenöffnungen gekennzeichnet haben.

Es stehen also der Lehre von der Wasseraufnahme bei den Lamellibranchiern durch Öffnungen am Fuße nicht nur bedenkliche anatomische Schwierigkeiten, sondern auch große mechanische Hindernisse im Wege, welche die Annahme jener Lehre in immer zweifelhafterem Lichte erscheinen lassen. Fragt man jetzt nach der physiologischen Rolle, wie sie das direkt in das Blutgefäßsystem eingeführte Wasser im Organismus spielt, so stößt man hinwiederum auf eine Menge der merkwürdigsten Ansichten, die wir hier folgen lassen wollen.

VI. Physiologische Betrachtungen.

Schon Delle Chiaje legte dem in das Wassergefäßsystem eingeführten Wasser eine Bedeutung für die Unterstützung des Athmungsprocesses bei und diese Ansicht ist auch erhalten geblieben, nachdem die Existenz gesonderter Wassergefäße längst nicht mehr anerkannt wird. Das durch die Pori in das Blutgefäßsystem eingeführte Wasser

[1] Marion de Proce, Beobachtungen uber die gemeine Miesmuschel. Froriep's Neue Notizen. 1843. Bd. XXVI. p. 7.

dient nach den neuesten Arbeiten von Griesbach (Griesbach, p. 39) der Athmung, da das Respirationsorgan »unvollständig eingerichtet sei und außerdem getheilte Funktionen« habe. Es ist wohl verlockend, den endosmotischen Austausch der Gase und die chemischen Umsetzungen zwischen dem aufgenommenen Wasser und der Blutflüssigkeit des Näheren zu verfolgen, wie das Leuckart ausführlicher gethan hat[1]; allein bevor man sich in Spekulationen über die Bedeutung des Wassers in dieser Hinsicht einlässt, muss man doch klar sein, ob denn wirklich die Kiemenathmung bei den Muscheln den Bedarf an Sauerstoff nicht decken kann? Diese Frage blieb freilich bis jetzt unbearbeitet, da man in dem Bedürfnisse, für die Wasseraufnahme einen positiven physiologischen Grund zu finden, ohne Weiteres die Kiemenathmung zu einer ungenügenden Leistung des Muschelorganismus degradirt hatte. Es ist daher unsere Aufgabe zu prüfen, ob wirklich diese Ansicht den Thatsachen entspricht?

Unsere Süßwassermuscheln liegen tage-, ja selbst wochenlang im Wasser mit halbgeöffneter Schale, ohne sich von ihrem Lagerplatze zu entfernen und man wird wohl nicht behaupten, dass das mit schlechten Gasen vermengte Wasser, welches im Lieblingsaufenthalte vieler Muscheln, im Schlamme steht, besonders dazu angethan sei, viel Sauerstoff den Thieren zuzuführen. Nun beträgt der Raum, welcher zwischen den Schalen noch übrig bleibt, nachdem das ganze Thier sich eingezogen hat und dieselben allseitig fest geschlossen hält, nach Kollmann's und meinen übereinstimmenden Messungen ungefähr 25—35 ccm; derselbe ist beim lebenden Thiere jederzeit mit Wasser gefüllt und bietet diesem jedenfalls für einige Zeit eine ausreichende Sauerstoffmenge. Bedenkt man ferner, dass die Thiere im Ruhezustande mit leicht geöffneten Schalen verharren, so darf man mit Recht die Menge des Wassers, welches das Thier umspült, auf 45—50 ccm schätzen. Die in diesem Quantum enthaltene Portion an Sauerstoff wird aber von dem athmenden Thiere einmal verbraucht sein; es muss daher durch irgend welche Einrichtung ein Ersatz des unnütz gewordenen Wassers beschafft werden und das geschieht durch die an der ganzen Oberfläche der Thieres, an den Kiemen sowohl, wie am Fuße verbreiteten Wimperzellen. Die Wimpern schlagen in ungemein lebhafter Weise und erzeugen dadurch im umgebenden Wasser Bewegung und Strömungen, welche an verschiedenen Regionen des Muschelkörpers verlaufen. So streicht an der ganzen Oberfläche des Thieres ein Wasserstrom hin, dessen Gehalt an Sauerstoff sich fortwährend erneut und die Regel-

[1] Bergmann und Leuckart, Vergleichende anatomisch-physiologische Übersicht des Thierreiches. p. 279—285.

mäßigkeit und Stetigkeit, welche dieser Process stets erkennen lässt (Griesbach, p. 24), bezeugt, dass man hier eine Erscheinung vor sich habe, welche für das Leben der Muscheln die größte Bedeutung besitzt.

Nimmt man noch hinzu, dass nicht allein die große Oberfläche der acht Kiemenblätter dem Athmungsprocesse dient, sondern dass auch die dünne Lamelle der inneren Mantelwand sehr geeignet erscheint, den Gasaustausch zu unterstützen, so erhält man eine gewaltige Fläche am Körper der Muscheln, die vermöge ihrer dünnen Wandung dem durchströmenden Wasser leicht den gesammten Gehalt an Sauerstoff entziehen kann und man darf wohl an den alten Ausspruch Meckel's erinnern: »Wie das Insekt ganz Trachee, so ist das Thier der Bivalven ganz Kieme.« Es erscheint also klar, dass diese Einrichtung dem Athmungsbedürfnisse der Muscheln vollkommen entspricht.

Andere Ursachen, welche den Bedarf an Sauerstoff steigern könnten, wären zunächst ein lebhafter Stoffwechsel und intensive Lebensprocesse im Muschelorganismus. Doch sind darüber die Forscher einig, dass die Trägheit der Lebensvorgänge bei unseren Muscheln in der übrigen Thierwelt vergebens ihres Gleichen sucht. Die Nahrungsaufnahme bereitet ja den Muscheln keine große Schwierigkeit und Anstrengung, da der Nahrungsstrom ihnen direkt in den Mund geleitet wird und kräftige, anhaltende Bewegungen, welche das Bedürfnis nach Sauerstoff vermehren könnten, sind fast ausgeschlossen. Zudem bewirkt das Ausstrecken des Fußes und sein Fortkriechen zu gleicher Zeit eine Vergrößerung der athmenden Oberfläche und einen schnelleren Wasserwechsel, so dass selbst hier keine Athemnoth entstehen kann.

Schon diese Überlegungen machen es unwahrscheinlich, dass die Muscheln im steten Kampfe mit einer Dyspnoe verwickelt seien, aber um zu entscheiden, ob das Bedürfnis nach frischem Wasser ein so ungeheures sei, dass sogar eine direkte Einfuhr in das Blutgefäßsystem nöthig würde, entzog ich den Thieren das Wasser vollständig.

Ich nahm viele lebenskräftige Anodonten aus dem Wasser und legte sie ins Trockene, jedoch immerhin in etwas feuchte Atmosphäre und ließ sie dort stunden-, sogar tagelang liegen. Alle Thiere hatten die Schalen fest geschlossen und, so weit ich sie beobachtete, dieselben während der Dauer des Versuches nicht geöffnet. Als man danach die Muscheln ins Wasser zurücklegte, wurden sie bald wieder lebhaft, d. h. öffneten ihre Schale und lebten, ohne dass eine Störung ihrer animalen Funktionen sich bemerkbar gemacht hätte.

Dieser Versuch beweist, wie mir scheint, dass das Sauerstoffbedürfnis der Muschel nicht so bedeutend ist, als man gewöhnlich an-

nimmt und ich werde noch einige Angaben aus der Litteratur hier anführen, als Argument, dass die Muscheln lange Zeit ohne Wasser aushalten können, wenn nur dafür gesorgt ist, dass die Kiemen und die Hautoberfläche nicht durch Verdunstung des Wassers abtrocknen. Denn es ist eine alte Erfahrung, dass trocken gelegte Muscheln sehr schnell absterben, wenn sie ihre Schalen von einander stehen lassen oder wenn man dieselben durch einen eingeklemmten Holzkeil künstlich klaffend erhält. Eine stete Befeuchtung der Membranen, welche der Wasserathmung dienen, ist ja auch bei anderen Wasserthieren, welche zeitweilig ihren Aufenthaltsort verlassen und ans Land gehen, die erste Bedingung für die Erhaltung ihres Lebens, und ich erinnere nur an die Labyrinthfische, welche das zur Befeuchtung ihrer Kiemen nöthige Wasser in einem besonderen Reservoire, dem sogenannten Labyrinthe, auf das Land mitnehmen. Bei den Muscheln genügt der einfache Schluss der Schalen, dann sind die Weichtheile von einer feuchten Atmosphäre umgeben, welche die Abtrocknung derselben verhindert.

Milne Edwards[1] berichtet, dass die Austern für eine längere Unterbrechung ihres Aufenthaltes im Wasser einer gewissen Erziehung fähig sind. Die Fischer in Courseulles, welche diese Muscheln fangen, um sie auf den Markt nach Paris zu schicken, vermeiden einen Verlust der Thiere, welche auf dem Transporte ihre Schalen klaffen lassen und so zu Grunde gehen, dadurch, dass sie dieselben abrichten, ihr Athemwasser für lange Zeit zu entbehren. Zu diesem Zwecke werden die Austern alle Tage ins Trockne gelegt, zum Beginn ihrer Lehrzeit nur eine kurze Spanne; aber allmählich steigert man ihren Aufenthalt außerhalb des Wassers bis auf mehrere Stunden. Dann gewöhnen sich die Muscheln ihre Schalen geschlossen zu halten, »behalten ihr Wasser«, um einen Kunstausdruck der Fischer zu gebrauchen, und kommen lebend in Paris an.

Allein die Muscheln ertragen noch eine länger dauernde Entfernung aus dem Wasser.

So fand Deshayes[2] zwei Anodonten aus Cochinchina, die über acht Monate in Papier eingewickelt verpackt waren, noch lebend, als sie in Paris ankamen.

Ferner erzählt Gassies, dass eine Unio littoralis $3^1/_2$ Monate ohne Wasser gelebt habe und Martin[3] giebt Nachricht von Iridina rubens,

[1] Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Tom II. p. 45. Anm.

[2] Journal de Conchyliologie. XXIII. p. 81.

[3] Ibid. p. 194.

welche vom Senegal nach Paris geschickt worden und einige Monate lebendig geblieben war.

Diese Befunde sind um so auffallender, als von all den Muscheln, welche außerhalb des Wassers verweilen mussten, eine ganz bedeutende Arbeit geleistet wurde. Dieselben mussten ja fortwährend ihre Schalen fest geschlossen erhalten und hatten dazu eine langdauernde Kontraktion ihrer Schließmuskeln nöthig, wodurch der Bedarf nach frischem Sauerstoff wesentlich hätte vermehrt werden sollen. Trotzdem konnten diese Thiere ohne Schaden ihr Lebenswasser für eine merkwürdig lange Zeit entbehren. Bei den mit leicht geöffneter Schale im Wasser liegenden Thieren fällt nun die Arbeitsleistung der beiden Schließmuskeln so ziemlich weg; das in den obigen Fällen künstlich gesteigerte Athembedürfnis sinkt hier auf ein geringeres Maß zurück und für dieses würde jedenfalls auch ein weniger lebhafter Wasserwechsel genügen, als wir ihn an unseren Süßwassermuscheln beobachten. Das Bedürfnis der Bivalven nach frischem Wasser ist daher kein so bedeutendes, als man gewöhnlich ohne direkte Untersuchung annimmt und kann keinesfalls als ein zwingender Grund aufgefasst werden (Griesbach, p. 39), um eine permanente Wasseraufnahme für die Lamellibranchier zu behaupten.

»Ferner trägt das aufgenommene Wasser zur Bildung des großen Schalenpaares wesentlich bei, indem Kalksalze auf diesem Wege eingeführt werden.« (Griesbach, p. 39.)

Ist diese Behauptung richtig, so kann man doch mit Recht schließen, dass das Wachsthum und die Dickenzunahme der Schalen in einem direkten Verhältnisse zum Kalkgehalte des Wassers stehe, in welchem sich die Muscheln aufhalten. Denn je mehr Kalk im Wasser gelöst ist, welches durch die Pori permanent eingeführt würde, um so mehr gelangt in die Blutbahnen der Muschel; dadurch wird der Schalenpanzer schneller wachsen und in kalkreichen Wässern zu größerer Dicke heranreifen, als das in kalkarmen geschehen könnte. Aber im Gegentheile lehrt die Erfahrung, dass Anodonten mit ihren Schalen von relativ geringem Kalkgehalte vorzüglich in hartem kalkreichen Wasser leben, während die Unionen, speciell die Perlmuscheln, am besten gedeihen und die dicksten Schalen ansetzen in Gewässern, die durchgängig sehr arm an anorganischen Bestandtheilen, namentlich arm an kohlensaurem Kalke sind[1].

Der Kalkgehalt der Wasser im bairischen Walde, in welchen Perlmuscheln zahlreich vorkommen, schwankt zwischen 0,00464 bis 0,00920 gr, berechnet auf einen Liter Wasser, also findet sich durch-

[1] Voit, Anhaltspunkte für die Physiologie der Perlmuschel. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. X. p. 494—495.

schnittlich in einem Liter etwa 0,00759 g kohlensauren Kalkes oder auf einen Theil Kalk kommen 132000 Theile Wasser. Aus dieser sehr verdünnten Lösung muss nun die Perlmuschel die anorganischen Salze herausziehen, welche zum Ausbau der Schale unumgänglich erforderlich sind. Voit stellte Berechnungen an, wie viel Wasser von den Muscheln eingesogen werden müsste, um ihr die große Menge des in der Schale abgeschiedenen kohlensauren Kalkes zu liefern, und fand, dass für eine Unio, deren getrocknete Schalen 85,2 g wogen und 79,1 g reinen kohlensauren Kalkes enthielten, diese Menge Kalkes in ungefähr 5838 Liter Bachwasser enthalten sei. Es muss also mindestens diese ungeheure Wassermenge durch das Thier hindurchströmen, um ihr den Bildungsstoff der Schalen zu liefern.

Es ist jedoch wenig wahrscheinlich, dass der durch die Pori eingeführten Quantität des kalkhaltigen Wassers, dessen Gehalt an kohlensaurem Kalke im Verhältnis zum Bedarfe des Thieres verschwindend klein ist, bei der Cirkulation im Körper aller Kalk entzogen werde. Wenn nämlich innerhalb der Blutlakunen der Austausch von Sauerstoff und anorganischen Salzen zwischen dem Bachwasser und dem Blute stattfindet, so werden an das Wasser nach der Darstellung Leuckart's die stickstoffhaltigen Produkte des Stoffwechsels und die anderen Auswurfstoffe abgegeben und es ist nicht unmöglich, dass diese organischen Körper gerade mit dem kohlensauren Kalke sich zu Salzen vereinigen, welche im thierischen Körper einer weiteren Verwendung nicht fähig sind und desshalb wieder ausgeschieden werden, ohne dass der in die neue Verbindung eingegangene Kalk im Organismus ausgenützt worden wäre.

Es wird also das Wasser nicht in chemisch reiner Weise innerhalb des Muschelkörpers vom Kalke getrennt, so dass nur diejenige Wassermenge durch das Blutgefäßsystem der Muscheln laufen müsste, deren Gesammtgehalt an kohlensaurem Kalke der in dem Schalenpanzer abgeschiedenen Menge gleich käme; denn durch chemische Umsetzungen im Körper würde sehr viel Kalk nicht rationell verwandt. Damit man der Wahrheit einigermaßen nahe käme, muss man daher die Menge des Wassers, welches durch den Muschelkörper streicht, um ihm den Kalk zu liefern, noch um eine ganz bedeutende Zahl erhöhen.

Dann fragt man: sind denn die mikroskopisch kleinen Pori, deren Wirkung wir hier nur hypothetisch annehmen wollen, im Stande, diese ungeheure Wassermenge in das Blut zu schaffen? Zieht man die Kleinheit jener Öffnungen gegenüber der Größe ihrer Aufgabe in Betracht, so kann kein Zweifel bestehen, dass die Antwort verneinend ausfallen muss.

Man sagt weiter: Wenn das im Körper kreisende Wasser keinen Kalk mehr enthielte, so würde es ausgeworfen und neues dafür eingenommen. Da nun im Allgemeinen immer gleiche Quantitäten von Wasser eingenommen würden, so müsste auch die Absorption des kohlensauren Kalkes bei sonst gleichen Verhältnissen in annähernd gleicher Zeit vollzogen sein und in so fern die Wasseraufnahme für das Schalenwachsthum eine größere Bedeutung hätte, folgte daraus eine gewisse Periodicität der Wasseraufnahme, die bislang nicht beobachtet wurde.

Dabei geht das Wachsthum der Schalen nicht etwa langsam vorwärts, sondern in einem beschleunigten Tempo, so dass selbst eine permanente tropfenweise Aufnahme von Wasser durch die Pori nicht hinreichendes Bildungsmaterial zuführen könnte.

Es sind ja andere Wege da, welche den Lamellibranchiern viel mehr Wasser und dazu in weniger umständlicher Weise als die Pori zuführen, nämlich der ganze Verdauungstractus. Durch diesen streicht fortwährend ein mächtiger Wasserstrom und man darf nur eine Muschel in gefärbte Flüssigkeit legen, um schon nach wenigen Stunden den gesammten Darmkanal prall mit Farbekörnchen erfüllt zu sehen. Die mannigfachen Windungen und Biegungen, welche der Darm gerade im Leibe der Lamellibranchier macht, scheinen direkt die Resorption des Kalkes aus dem durchlaufenden Wasser zu begünstigen, da doch für die Nahrungsstoffe der Muscheln keine komplicirten Verdauungsvorgänge nöthig werden. Ferner kann der Kalk auch durch die Nahrung selbst dem Thiere geliefert werden.

Es herrschen übrigens bei den Forschern, welche die Wasseraufnahme ins Blut unterstützen wollen, höchst sonderbare Ansichten über die zeitliche Thätigkeit der Pori, d. h. über die Frage, ob die Pori fortwährend oder mit Unterbrechungen Wasser in den Körper einführen.

Nach Kollmann findet eine Wasseraufnahme in größerem Maße nur statt, wenn es sich um Ortsveränderungen der Thiere handelt oder wenn sich dieselben unter fremden Bedingungen befinden (Kollmann, Kreislauf, p. 99). Diese Bewegungen finden aber nur in längeren Zwischenräumen statt, da die Muscheln »wochenlang mit leicht geöffneter Schale an ihren Wohnplätzen verharren, ohne dass der Fuß jemals anschwillt«.

Griesbach dagegen spricht von einer permanenten Wasseraufnahme, ohne eigentliche Beweise dafür zu liefern und Sabatier nimmt gleichfalls eine fast unaufhörliche, obwohl tropfenweise Aufnahme durch den Porus an (Sabatier, l. c. p. 56).

Alle diese einander widersprechenden Angaben finden durch Be-

obachtungen am lebenden Thiere keine Unterstützung, nachdem wir schon oben nachwiesen, dass weder am ausgestreckten und geschwellten, noch weniger am eingezogenen Fuße eine Wasseraufnahme möglich sei.

Gründe, welche für eine immerwährende Einsaugung von Wasser in den Fuß sprechen sollen, sind außer den vorhin erwähnten noch folgende und zwar wurden dieselben von Sabatier (l. c. p. 54—56) angeführt: Heftige Angriffe auf das Thier zwingen die Muschel, ihren Fuß zwischen die Schalen zurückzuziehen; dadurch wird in Folge der plötzlichen Kontraktion Blutwasser aus dem Porus herausgetrieben und zugleich die Filtration an der Oberfläche bedeutend vergrößert. Diesen Verlust an Flüssigkeit muss die Bivalve durch eine andauernde Einsaugung von Wasser wieder decken. Im Gegensatze zu dieser Beweisführung haben wir schon oben nachgewiesen, dass der Wasserauswurf aus dem Porus keine normale Lebensäußerung, vielmehr eine pathologische Erscheinung sei und andererseits ist nicht abzusehen, in wie fern gerade die Kontraktion des Fußes Wasser durch die als Filter gedachte Leibeswand nach außen treibe, da doch keine Öffnungen oder sonst wie durchlässige Membranen an den Muscheln beobachtet wurden.

Auch im Ruhezustande bestehen nach Sabatier derartige Verluste, obwohl in mäßigerem Grade; Verdunstung und Harnabsonderung seien hiervon die Ursache. Doch ist nicht zu ergründen, auf welche Weise die vollkommen im Wasser liegende Muschel durch Verdunstung irgend welche Flüssigkeit verlieren sollte. Die ausgeschiedene Harnmenge wurde zwar bisher für Muscheln noch nicht bestimmt, so dass man eben so wenig von einer großen, als von einer geringen Urinabscheidung sprechen kann. Allein die Harnmenge steigert sich im Allgemeinen mit der gesammten Arbeitsleistung des Körpers und da diese bei den Muscheln nicht groß ist, so kann es auch nicht viele Auswurfstoffe geben. Wird jedoch viel Wasser durch die Niere abgeschieden, so ist das die direkte Folge einer größeren Wasserresorption im Körper; die Niere ist ja nicht ein Organ, welches Wasser entziehend auf das Blut wirkt, sondern nur ein Regulator, um die Flüssigkeitsmenge der Körpersäfte auf dem normalen Stande zu halten. Der durch Nierensekretion entspringende Wasserverlust kann daher nie so groß werden, um eine direkte Aufnahme von Wasser ins Blutgefäßsystem nur als entfernte Möglichkeit erscheinen zu lassen und man darf nur an den mächtigen Strom, welcher durch den Darm unablässig streicht, denken, dann sieht man sofort ein, dass selbst bedeutendere Wasserverluste leicht in Folge einer Diffusion des Wassers durch die Darmwandung ausgeglichen

werden können[1]. Ferner soll noch die Nothwendigkeit an das Thier der Bivalven herantreten, die Zusammensetzung seines Blutes in einem bestimmten Zustande zu bewahren, der nicht allzu sehr verschieden sei von dem Salzgehalte des umgebenden Mediums, damit eine allzu große Exosmose des Blutes vermieden werde. Verfolgt man diese Behauptung in ihre letzten Konsequenzen, so müsste man eine Zusammensetzung des Muschelblutes als die richtige annehmen, welche sich nur durch einen verschwindenden Mehrgehalt an gelösten Stoffen von dem äußeren Wasser unterscheiden würde, und es bedarf kaum der Erwähnung, dass eine solche Mischung für die Ernährung des Thieres keinen Vortheil bieten dürfte. Da aus dem Blute der gesammte Kalk der Schale abgelagert werden soll, muss dieses unzweifelhaft eine viel mehr koncentrirte Lösung von anorganischen Salzen darstellen, als außen das Fluss- oder Seewasser hat und jede stärkere Verdünnung, wie sie z. B. die permanente Wasseraufnahme im Gefolge hätte, müsste eine Störung der Lebenserscheinungen und eine Verzögerung im Wachsthum der Schalen nach sich ziehen, während die Beobachtung gerade eine rasche Vergrößerung derselben konstatirte.

So fallen bei einer eingehenden Diskussion alle die scheinbaren Gründe, welche Kollmann, Sabatier und Griesbach als ein Moment für die Aufnahme von Wasser durch einen oder mehrere Pori in die Schranken führten und es kann kein Zweifel mehr bestehen, dass wirklich die Verwässerung des Blutes in der früher allgemein angenommenen Weise nun in das Gebiet der zoologischen Fabeln zu verweisen sei.

VII. Die Blutmenge der Muscheln.

Die Wasseraufnahme hat bei den neuesten Bearbeitern derselben, bei Griesbach und Sabatier, die Bedeutung verloren, welche ihr die älteren Forscher beilegten; nämlich sie sollte die direkte Ursache des Ausstreckens und der Schwellung des Muschelfußes sein. Griesbach äußert sich darüber wie folgt (Griesbach, p. 40): »Was nun das Ausstrecken des Fußes anbelangt, so geschieht dies nicht etwa, um sich damit nun besonders vollzusaugen, sondern lediglich desswegen, um sich in ungewohnten Verhältnissen über seine Umgebung zu orientiren und damit Ortsbewegungen vorzunehmen.« »Das Ausstrecken des Fußes beruht auf dem Erschlaffen der Gesammtmuskulatur und einer stärkeren Anfüllung der Lakunen durch das Wasserblut.« Sabatier (l. c. p. 54) schließt aus der Einrichtung des wasserführenden Apparates, aus der Kleinheit seiner Mündungen und seinem Mechanismus, dass diese einer

[1] Schimenz, Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden. Mittheilungen der Zool. Station zu Neapel. Bd. V. p. 515.

unmittelbaren und schnellen Einfuhr einer der Schwellung entsprechenden Wassermasse nicht dienen können.

Es bleibt nur noch Kollmann, welcher sich den früheren Ansichten anschließt und diese Wirkung der Wasseraufnahme urgirt. Er sagt (Kollmann, Kreislauf, p. 99): »Nur dann, wenn es sich um Ortsveränderungen handelt oder wenn die Thiere sich unter fremden Bedingungen befinden, tritt die Anschwellung ein und findet die Wasseraufnahme in größerem Maße statt.« Kollmann giebt zwar zu, dass unter gewöhnlichen Verhältnissen, d. h. wenn die Thiere mit leicht geöffneten Schalen im Wasser liegen, dieselben Wasser aufnehmen; allein dies ist für ihn die Vorbedingung, damit der Fuß ausgestreckt werden kann. Der Streit zwischen Griesbach und Sabatier, ob das Ausstrecken des Fußes allein die Bedingung und das Anzeichen einer Wasseraufnahme sind, oder ob dieselbe schon längere Zeit vor der Schwellung in äußerlich nicht erkennbarer Weise stattgefunden habe, da die Schalen genug Raum zu einer ansehnlichen Ausdehnung des Körpers enthalten, kommt hier nicht in Betracht; denn es ist gleichgültig, ob die Aufnahme der größeren Wassermenge kürzere oder längere Zeit in Anspruch nimmt. Die Hauptsache ist hier, dass Kollmann eine Wasseraufnahme für die Schwellung des Fußes als absolut nöthig erachtet; damit geht er zurück auf die alte Anschauung, wie sie schon Delle Chiaje und von Baer vertraten.

Nun haben alle Forscher, welche das Gefäßsystem unserer Süßwassermuscheln mit Hilfe von Injektionen studirten, gefunden und auch Kollmann (Kreislauf, p. 95) beschreibt es, dass der Fuß enorm anschwoll und turgescirend die gerade Lage annahm, sobald die arteriellen Gefäße gefüllt wurden. »Die Füllung der arteriellen Gefäße und Kapillaren allein genügt also, um die enorme Anschwellung des Fußes herbeizuführen.« »Im Fuße kann die Zunahme des Volumens durch eine stärkere Füllung der Arterien und arteriellen Kapillaren schon vollkommen erreicht werden.«

Dieselbe Beobachtung hatten schon Langer[1] und von Hessling[2] gemacht und es handelte sich nur um die richtige Erklärung des Resultates.

Die drei Forscher betrachteten das Ergebnis ihrer Versuche nicht als einen vollkommenen Ausdruck der thatsächlichen Verhältnisse, in so fern sie die Blutmenge der Muscheln als ungenügend ansahen, diese Anfüllung der Bluträume allein zu bewirken. Desshalb glaubten sie zu

[1] K. Langer, Das Gefäßsystem der Teichmuschel. Denkschr. d. k. Akademie Wien. Bd. XII. 2. Abth. p. 63. These 5.

[2] Th. von Hessling, Die Perlmuscheln und ihre Perlen. p. 240.

einer Vergrößerung der Flüssigkeitsmenge immer noch eines Zuschusses zu bedürfen, der nur zum Zwecke der Schwellung des Fußes aus dem umgebenden Wasser entliehen und bei der Kontraktion desselben wieder zurückgezahlt werde. Eine oberflächliche Schätzung der Blutmenge einer aus der Schale gelösten Muschel verführte sie, dieselbe viel zu gering anzuschlagen, als es der Wirklichkeit entsprach und genauere Bestimmungen lagen für Lamellibranchier damals nicht vor.

Allein schon die Beobachtungen von Ermann[1] hätten einen Fingerzeig geben können, dass man auch hier, wie in vielen anderen Fragen, über die von uns verfolgte Wasseraufnahme Schlüsse aufbaute, ohne das Fundament derselben kritisch zu untersuchen. Ermann hatte nämlich in zwei Versuchen das Verhältnis des Blutes einer Helix pomatia zu dem gesammten Körpergewichte inclusive der Schale auf 1/5,5 und 1/6 des ganzen Gewichtes bestimmt, eine Zahl, welche sich noch vergrößern würde, wenn man die Blutmenge zu dem Gewichte des Thieres ohne Schale in Beziehung setzte. Auch war bekannt, dass die wirbellosen Thiere im Allgemeinen verhältnismäßig mehr Blut besäßen, als die höher stehenden Wirbelthiere. Um also ein Urtheil über die wahre Bedeutung der oben erwähnten Injektionsversuche zu bekommen, wurde es für mich nöthig, die Blutmenge unserer Süßwassermuscheln in einer Reihe von Versuchen zu bestimmen.

Zu diesem Behufe wurden nur Thiere genommen, welche im Ruhezustande mit leicht geöffneten Schalen im Wasser lagen und solche, die den Fuß ausgestreckt hatten, vollkommen von dem Versuche ausgeschlossen. Das im Schalenraume enthaltene Wasser ließ ich ablaufen: man beschleunigt dies in einfacher Weise, indem man einen Holzkeil zwischen die Schalen klemmt und die Thiere aufrecht stellt. Dabei läuft das außen an den Schalen hängende Wasser ebenfalls ab und diese werden in kurzer Zeit trocken. Hierauf durchschneidet man die beiden Schließmuskeln, klappt die Schalenhälften schnell aus einander und zerstört durch Einschnitt die Mantellappen; die ablaufende Flüssigkeit wurde in einer Glasschale aufgefangen und gewogen. Dieser etwas rohe Eingriff in den Organismus der Muschel hat eine gewaltige Kontraktion des Fußes und der gesammten Muskulatur zur Folge; dadurch wird ohne weitere Mühe das Blut fast vollkommen aus dem Körper herausgepresst, welcher in der Medianebene längs des Schlossrandes ganz zerrissen wurde. Es ist nothwendig, die Muscheln noch längere Zeit nach der Operation in der Glasschale stehen zu lassen,

[1] Ermann, Wahrnehmungen über das Blut einiger Mollusken. Abhandlungen der Akademie Berlin. 1816—17.

damit möglichst alles Blut ablaufe. Freilich bleiben immer noch Tropfen und kleine Flüssigkeitsmengen im Körper zurück, da der vollständige Ablauf des Blutes aus dem in verschiedenen Kontraktionszuständen verweilenden Lakunensystem geradezu zur technischen Unmöglichkeit zählt; allein den entstehenden Fehler kann man um so leichter vernachlässigen, als es sich hier nur um eine beiläufige Messung der Blutmenge handelt.

Ich stelle hier die Resultate mehrerer Versuche in übersichtlicher Weise zusammen.

Name der Muschel	Gewicht des Thieres exclusive der Schale	Gewicht des Körperblutes	Verhältnis zwischen Blut und Körpergewicht
Anodonta cellensis	103,3 g	40,0 g	1/2,58
Anodonta cellensis	60,0 »	26,8 »	1/2,27
Anodonta cellensis	58,43 »	24,5 »	1/2,38
Anodonta cellensis	49,75 »	26,3 »	1/1,89
Anodonta cellensis	35,01 »	20,7 »	1/1,69
Anodonta cellensis	32,0 »	17,4 »	1/1,84
Anodonta cellensis	18,7 »	10,4 »	1/1,79
Unio batavus	16,8 »	8,5 »	1/1,98
Unio tumidus	16,3 »	6,3 »	1/2,58
Anodonta cellensis	5,4 »	3,0 »	1/1,80
Anodonta cellensis	4,6 »	2,2 »	1/2,09

Hieraus geht deutlich hervor, dass die Blutmenge der Lamellibranchier ungefähr die Hälfte des Gewichtes beträgt, welches das gesammte Thier mit Ausschluss der Schalen hat. Es besitzt also die Muschel eine hinreichende Flüssigkeitsmenge, welche eine Wasseraufnahme zur Schwellung des Fußes vollkommen überflüssig macht. Wie der künstliche Versuch, durch eine Injektion vom Herzen aus, den Fuß des Thieres mit gefärbter Leimmasse ganz erfüllt und in den Zustand der größten Schwellung versetzt, so kann die lebende Muschel durch erhöhten Zufluss ihres Körperblutes in den Fuß ganz dasselbe erreichen und der Gedanke, dass eine abwechselnde Aufnahme und Abgabe von Wasser für das An- und Abschwellen des Fußes die Ursache sei, verliert durch diese Messungen jeden thatsächlichen Halt.

Das Ausstrecken des Fußes ist bei den Muscheln nicht nur die Folge einer größeren Anfüllung der Lakunen durch Blut, also keine einfache Volumenvergrößerung, sondern hängt innig mit anderen Form-

veränderungen dieses muskulösen Leibesanhanges zusammen, die wir jetzt näher betrachten wollen.

Vergleicht man die Dickenverhältnisse des Fußes, wenn die Muschel denselben zwischen den Schalen zurückgezogen hält, mit den Maßen, die am ausgestreckten und geschwellten Fuße sich ergeben, so findet man einen auffallenden Unterschied der Größenverhältnisse einzelner Fußabschnitte. Diese vergleichende Untersuchung kann man leicht an lebenden Thieren anstellen, doch größere Anschaulichkeit und bessere Resultate werden gewonnen, wenn man kleine Muscheln sowohl im Ruhezustande, wie mit turgescentem Fuße abtödtet und auf Schnittserien untersucht.

Eine solche Vergleichung ergiebt: Befindet sich die Muschel im Zustande der Ruhe, d. h. ist der Fuß in den Schalenraum zurückgezogen, dann ist die Muskelhaube im Stadium der größten Kontraktion. Die sich nach allen Richtungen kreuzenden und überquerenden Muskeln haben die zwischen ihnen liegenden Lakunen so sehr komprimirt, dass dieselben schwierig als feine Kanäle zu erkennen und Blut kann natürlich nur in sehr geringer Menge in diesen Körpertheil gelangen. Dagegen ist der darauf folgende Theil des Fußes, der eigentliche Eingeweidesack, weit ausgedehnt. Die quer durchziehenden Muskelplatten sind straff gespannt, während die Leibeswand nach den Seiten stark ausgebaucht erscheint. Am ausgestreckten Fuße hat sich dieses Verhältnis total verkehrt. Der Eingeweidesack hat seine Ausdehnung nach der Breite verloren und ist stark in die Länge gezogen und verschmälert. Die Muskelhaube hinwiederum, vom Banne befreit, hat sich zu einem blasenförmigen Gebilde aufgelöst, das vom Schalenrande weg in das Wasser hervorgetrieben wurde.

Während also am eingezogenen Fuße die Muskelhaube nur wenig von Blut erfüllt und der Eingeweidesack übervoll davon ist, entleert der letztere, sobald der Fuß ausgestreckt werden soll, seinen gesammten Blutvorrath in die Muskelhaube und begünstigt durch seine Verschmälerung den direkten Blutzufluss in den vorderen Fußabschnitt. Die Volumvergrößerung, welche wir am ausgestreckten Fuße beobachten, erstreckt sich also nicht auf das ganze muskulöse Gebilde, sondern nur auf einzelne Abschnitte desselben, während andere Theile des Fußes ihre Volumenausdehnung verringern; was der Fuß außerhalb der Schalen an Umfang gewinnt, das verliert er im Schalenraume, dadurch, dass die Längsmuskeln des Eingeweidesackes sich ausdehnen und die Quermuskeln sich kontrahiren. So beruht die Schwellung des Fußes nicht allein auf der stärkeren Anfüllung der Lakunen durch Blut, sondern wesentlich auch auf Veränderungen des Volumens einzelner

Fußabschnitte und man darf daraus schließen, dass für die Turgescenz des Bewegungsorganes nicht so große Blutmassen nöthig sind, als man dies bei einer oberflächlichen Beobachtung vermuthete. Ich will damit nicht behaupten, dass die Lakunen des Eingeweidesackes all das zur Schwellung des Fußes nöthige Blut auch während der Ruhe in sich aufspeichern können. Im Gegentheil, es besteht ein großer Unterschied zwischen der Blutmenge, wenn der Fuß eingezogen ist oder wenn er sich im höchsten Zustande der Schwellung befindet und es ist klar, dass im eingezogenen Fuße, resp. in dessen Lakunen das Schwellungsblut nicht aufgespeichert sein kann.

VIII. Die Blutreservoire.

Wenn nun die der Schwellung dienende Hämolymphe innerhalb des Körpers bleibt, so fragt man, an welchem Orte befinden sich denn solch große Reservoire, in welche das Blut bei Kontraktion des Fußes zurückfließt und während der Ruhe aufbewahrt wird?

Ohne jeden manuellen Eingriff lässt sich diese Frage leicht beantworten. Man eröffne sich nur einen Einblick in den Schalenraum eines lebenden Thieres und die Entdeckung ist gemacht. An großen Exemplaren der Teichmuschel sieht man die nachher zu beschreibenden Verhältnisse, während die Muscheln in der gewöhnlichen seitlichen Lage sind, noch besser jedoch, indem man behutsam das Thier im Wasser auf den Rücken, d. h. auf die Schlossbuckel stellt. Eine vorsichtige Behandlung erregt die Muscheln selten zur Kontraktion der Schließmuskeln und Verschluss der Schalen; tritt dies trotzdem ein, so warte man, bis nach einigen Minuten die Schalen von Neuem zu klaffen beginnen. Noch bequemer wird die Beobachtung, sobald man einen Holzkeil zwischen die Schalen einschiebt und diese zum Auseinanderklaffen zwingt.

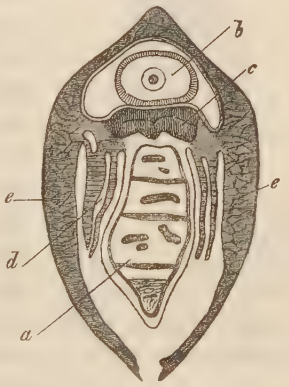

Fig. 1. Durchschnitt durch eine gefrorene Anodonta.
a, der Fuß; *b*, das Herz mit dem Darme; *c*, Niere; *d*, die Kiemen; *e*, die Mantelreservoire.

Dann erblickt man die beiden Mantellamellen, die am ausgelösten oder getödteten Thiere ebene Wandungen zeigen und der Schalenwölbung parallel verlaufen, gegen den leeren Schalenraum bedeutend hervorgewölbt und wie ein Einschnitt in diesen Mantelbuckel beweist, ist die Hervortreibung der

inneren Mantellamelle einzig und allein durch eine größere Ansammlung von Flüssigkeit in den Lakunen des Mantels verursacht.

Diese Beobachtung ist keine wesentlich neue, denn im Jahre 1841 hat schon Garner[1] bei verschiedenen Lamellibranchiern zwei Säcke des Mantels beschrieben, die manchmal ein nach seiner Auffassung »gaseous fluid« enthalten.

Keber äußert sich darüber in ähnlicher Weise (l. c. p. 8): »Blickt man in die Mantelhöhle einer mit Gewalt ein wenig geöffneten Muschel hinein, so sieht man, sofern die Thiere noch frisch und lebenskräftig sind, alle dem Auge wahrnehmbaren Organe turgescirend. Insbesondere findet man oft den häutigen Theil des Mantels anscheinend blasig ausgedehnt und selbst wulstig hervortretend.« Eben so erkannte von Hessling (l. c. p. 244 und 246) das Schwellgewebe des Mantels, welches »bei vollständiger Füllung seine starke Turgescenz hervorruft« und Deshayes[2] fand an der lebenden Lucina jamaicensis den Mantel mehrere Millimeter dick.

Als ich eben diese Beobachtungen vollendet hatte, erschien eine Mittheilung von Lankester[3], welcher ebenfalls die Ansammlung von Blut im Mantel bemerkt hatte.

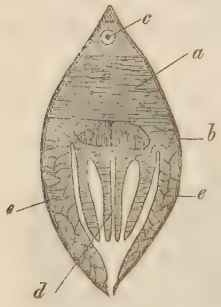

Fig. 2. Durchschnitt durch eine gefrorene Anodonta am hinteren Schließmuskel.
a, Schließmuskel; *b*, Niere; *c*, Darm; *d*, Kiemen; *e*, die Mantelreservoire.

Es ist Jedem zu empfehlen, der den großen Blutsinus im Mantel auffinden will, zunächst recht große Thiere zu nehmen; denn an denselben springt die Anschwellung sofort in die Augen. Ist man dann geübt, so findet man auch bei kleineren Thieren, z. B. den Unio-Arten, den Sinus ohne Mühe. Um jedoch die Anwesenheit der Blutreservoire in beiden Mantellappen unzweifelhaft zu demonstriren, lege man die Muscheln in eine Kältemischung und mache durch die festgefrorenen Thiere Querschnitte mit der Säge. Da die Thiere auf die Einwirkung der Kälte gewöhnlich ihren Fuß so stark als möglich zusammenziehen und so das Blut in den Mantel treiben, unterstützen sie die Beobachtung in angenehmer Weise und schon nach Betrachtung eines einzigen Querschnittes kann man nimmer im Zweifel sein, dass

[1] R. Garner, On the Anatomy of the Lamellibranchiate Conchifera. Transactions of the zoological Society of London. 1841. Vol. II. p. 89 ff.

[2] Deshayes, Études sur les Lucines, Extrait du Numéro d'Octobre 1861 du Journal de Conchyliologie p. 12.

[3] Ray Lankester, The supposed taking-in and shedding-out of water in relation to the vascular system of Molluscs. Zool. Anzeiger 1884. Nr. 170.

der Mantel wirklich ein sehr bedeutendes Blutreservoir darstellt.

Den Umfang und die Ausbreitung des Blutbehälters erforscht man auf Serien dünner Querschnitte durch große gefrorene Muscheln, oder durch Ablösung einer Schalenhälfte von dem unterliegenden gefrorenen Mantelblatt. Dadurch erhält man eine Ansicht der Auftreibung des Mantels von der Oberfläche her und am schnellsten eine Vorstellung der bedeutenden Größe des Blutreservoirs.

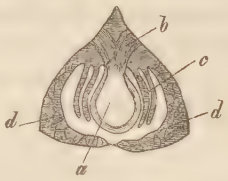

Fig. 3. Durchschnitt durch eine gefrorene Dreyssena.
a, Fuß; *b*, dessen Rückziehmuskeln; *c*, Kiemen; *d*, Mantelreservoire.

Der vordere Theil des Mantels zwischen dem vorderen Schließmuskel und der Leber und der rothbraune Manteltheil ist dünn und wenig von Flüssigkeit erfüllt, dahinter beginnt der dicke von Blut geschwellte Abschnitt, dessen Kaliber sich mehr und mehr steigert, je näher er dem hinteren Schalenschließer kommt. Die bedeutendste Turgescenz liegt unterhalb der knäuelförmigen Windungen der Niere und unter dem hinteren Schließmuskel, da dort, wo nur die Kiemen in die Mantelhöhle herabhängen, gerade am meisten Platz geboten ist, damit der Mantel sich hereinwölbe. Die Grenze des Blutreservoirs gegen den vorderen dünnen Theil des Mantels verläuft, wie die genau nach der Natur gezeichnete Figur 4 zeigt, in einer gebogenen Linie, welche vom hinteren Drittel des Mantelrandes aufsteigt ungefähr gegen die Mitte der Umbonen; ihre Konvexität ist nach vorn gerichtet.

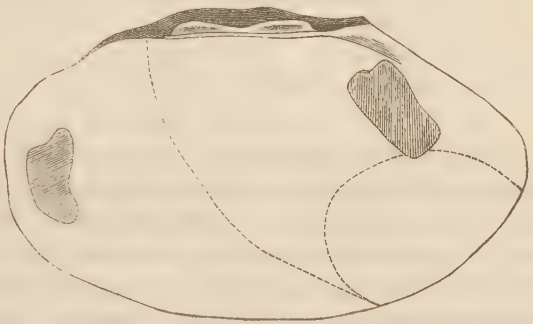

Fig. 4. Innere Seite der rechten Schalenhälfte von Anodonta cellensis. Die schraffirten Flächen sind die Ansatzstellen der beiden Schließmuskel. Die gestrichelte Linie bezeichnet die Ausdehnung des Blutreservoirs, die kleinere Kurve dessen größte Ausbauchung.

Messungen betreffs der Dicke des Blutsinus im Mantel ergaben, dass derselbe schon bei kleinen Thieren einen Durchmesser von 2,5 bis 3 mm hat, bei großen Teichmuscheln steigert er sich bis zu 5 mm.

Um eine direkte Anschauung zu bekommen, welche Blutmenge der Mantelsinus fassen könne, stellte ich wieder Wägungen an. Nachdem das im Schalenraume befindliche Wasser abgelaufen war und die

Muschel durch einen zwischen die Schalen geklemmten Keil genügend klaffte, wurden die beiden Mantellappen hinten in der Gegend ihrer größten Turgescenz angeschnitten und das ablaufende Blut in einer Glasschale aufgefangen und gewogen. Danach wurde noch das übrige im Körper enthaltene Blut abgezapft und gleichfalls gewogen. So konnte man das Verhältnis der im Mantelreservoir aufgespeicherten Blutmenge zum gesammten Körperblut genügend scharf bestimmen.

Ich gebe die Resultate derartiger Wägungen in übersichtlicher Weise zusammengestellt in einer Tabelle.

	Gesammte Blutmenge	Blut in den Mantelreservoirs	Blut im Eingeweidesack
Anodonta cellensis	39,9 g	20,6 g	19,3 g
Anodonta cellensis	30,3 »	16,4 »	13,9 »
Anodonta cellensis	27,7 »	14,1 »	13,6 »
Anodonta cellensis	20,7 »	10,4 »	10,3 »
Anodonta cellensis	17,4 »	8,9 »	8,5 »
Unio pictorum	10,3 »	5,1 »	5,2 »
Anodonta cellensis	11,3 »	5,2 »	6,1 »
Anodonta cellensis	10,4 »	4,2 »	6,2 »
Unio batavus	8,5 »	4,4 »	4,1 »
Unio tumidus	6,3 »	3,5 »	2,8 »
Anodonta cellensis	3,9 »	1,8 »	2,1 »

Die beiden Mantellappen enthalten also ungefähr die Hälfte des gesammten Körperblutes aufgestapelt, so lange die Muschel ruhig in den Schalen verweilt und es leuchtet nun ohne weitere Auseinandersetzung ein, dass die Entleerung dieser Reservoire und der erhöhte Zufluss des Blutes in den Fuß ausreicht, um denselben mit Flüssigkeit zu erfüllen und in den höchsten Zustand der Erektion zu versetzen.

Eine Untersuchung des Mantels am lebenden Thiere, welches seinen Fuß eben ausgestreckt hat, zeigt natürlich das Reservoir mehr oder weniger entleert; reizt man dann das Thier zur Kontraktion, so kann man direkt die Aufblähung der Mantelblätter durch das zurückfließende Blut beobachten.

Diese Thatsachen dürften den Versuchen, welche die Anhänger der Wasseraufnahme als letzte Hilfsmittel beibringen, ihre Beweiskraft vollkommen rauben:

Zunächst ist es das Experiment von Agassiz[1], auf welches

[1] L. Agassiz, Über das Wassergefäßsystem der Mollusken. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. VII. p. 176.

Kollmann und Griesbach ihre Theorie zu stützen vermeinen. Eine Wiederholung desselben ergab die gleichen Resultate, die Agassiz erhalten und bewies, dass man das Resultat von Agassiz nicht als grobe Täuschung von vorn herein erklären dürfe, wie das Carrière gethan hatte: Anodonten in einem graduirten Glascylinder bewirkten, als sie ihren Fuß ausstreckten, keine Änderung des Wasserniveau im Glase. Der Erklärung jedoch, wie sie Agassiz aus den beobachteten Thatsachen schloss, können wir um so weniger beistimmen, nachdem die im Mantel befindlichen großen Blutsinusse bekannt sind.

Schon die Wassermenge, welche aus dem Schalenraume abläuft, sobald man Muscheln aus dem Wasser nimmt, hätte auf eine andere Deutung der von Agassiz gefundenen Verhältnisse hinleiten sollen. Diese ist nämlich nicht gleich groß bei den verschiedenen Kontraktionszuständen des Fußes und ihr Volumen steigert sich beträchtlich, wenn man eine Muschel mit geschwelltem Fuße aus dem Wasser hebt und die dann ablaufende Flüssigkeit misst, im Verhältnisse zu der Wassermenge, welche aus dem Schalenraume einer ruhenden Muschel abtropft. Dies weist darauf hin, dass Schwankungen in der Größe des Schalenraumes bei den Bewegungen der lebenden Muscheln vorkommen.

Sobald der Fuß sich zu verlängern beginnt, strömt, wie die direkte Beobachtung zeigt, das im Mantel aufgespeicherte Blut aus seinem Behälter in den Fuß und naturgemäß nimmt die mächtige Auftreibung der Mantellamellen in den Schalenraum hinein ab. Dadurch wird das Volumen des hinteren Abschnittes vom Schalenraume vergrößert und nimmt man hinzu, dass mit der Ausdehnung des Fußes zugleich der Eingeweidesack sich stark verschmälert und in die Länge zieht, so bekommt man eine Anschauung, wie die Volumvergrößerung des Fußes außerhalb der Schalen begleitet ist von einer Volumenabnahme der im Schalenraume befindlichen Weichtheile und in Folge dessen von einer Vergrößerung des Schalenraumes selbst. Da die im Körper enthaltene Blutflüssigkeit nach meinen Bestimmungen vollkommen zur Schwellung einzelner Körpertheile ausreicht, so bedeutet die Ansammlung des Blutes z. B. im Fuße keine absolute Änderung des Gesammtvolumens vom Thiere, sondern sie ist nur eine relative, eine Verlagerung des Blutes. Diese Translokation der Hämolymphe in den aus der Schale herausgestreckten Fuß hat natürlich eine Vergrößerung des Schalenraumes im Gefolge. Zudem lässt während der Fußschwellung die Kontraktion der Schließmuskeln nach, die beiden Schalen entfernen sich weiter von einander und tragen wesentlich zur Ausdehnung des Schalenraumes bei.

Es ist nun selbstverständlich, dass, während der Fuß angeschwellt

und der Schalenraum beträchtlich vergrößert ist, das außen vom Fuße verdrängte Wasser in den Schalenraum fließen muss und da eine wechselseitige direkte Beziehung zwischen der Größe der Fußanschwellung und der Entleerung des Mantelreservoirs besteht, bleibt sich die vom schwellenden Fuße verdrängte Wassermenge gleich mit dem im Schalenraume durch Dislokation des Blutes und Verschmälerung der Weichtheile entstandenen Zuwachs an Volumen.

Aus diesen Erörterungen folgt als unabweisbarer Schluss und ist zugleich als Beweis für ihre Richtigkeit aufzufassen, dass beim Ausstrecken des Fußes eine Veränderung des Niveau der im Cylinder stehenden Wassersäule geradezu unmöglich ist. Bei der Vergrößerung des Fußes dringt das nach der Ansicht von Agassiz gleichsam verschwundene Wasser nicht durch Poren in den Fuß ein, sondern erfüllt in einfacherer Weise den verbreiterten Schalenraum.

So fällt auch die letzte Hypothese Kollmann's. Beim Ausstrecken des Fußes findet nicht eine Vergrößerung des Gesammtvolumens der Muscheln statt, sondern es geht nur eine Veränderung der Form vor sich[1].

Bedeutende Schwierigkeiten für die Erklärung bot ferner das von Carrière (l. c. p. 455) der Vergessenheit entrissene Experiment, so lange man die Wasseraufnahme für möglich hielt.

Legt man Muscheln, aus deren Schalenraume das Wasser abgelaufen ist, auf feuchtes Fließpapier und umgiebt sie mit feuchter Luft, indem man eine Glasglocke darüber stellt, so vermögen die Thiere ihren Fuß weit auszustrecken und in Schwellung zu versetzen. Die Thiere thun dasselbe, wenn sie auch nicht mit der Glasglocke bedeckt sind, und ich habe gleich Carrière bedeutende Ortsveränderungen beobachtet. Mehrere Muscheln krochen sogar nicht einmal, sondern zwei- und dreimal in einer trockenen Porzellanschale umher.

Dieser Versuch ist nach Griesbach's (p. 43) Meinung absolut kein Beweis gegen die Wasseraufnahme und seine Deutung ist folgende: »Der Grund des Vorstreckens, welches durch die Erschlaffung der Muskulatur erfolgt, ist ein Unbehagen des Thieres, es möchte sich gern aus dieser Situation, die ihm über kurz oder lang zum Nachtheil gereicht, befreien und, wenn möglich, das heimische Element zu gewinnen suchen.«

Solche Erklärungen geben für das Verständnis dieser Erscheinung keinen neuen Beitrag und ich will von einer Kritik derselben abstehen.

[1] Diese richtige Deutung des Experimentes von Agassiz hat schon Carrière (l. c. p. 440) mit kurzen Worten angegeben.

Für uns natürlich bedarf dieses Experiment keiner Erklärung, da dasselbe eben selbst für sich spricht: es ist der einfachste und zugleich schlagendste Beweis für die Anwesenheit der Blutreservoire im Mantel und ich halte es für überflüssig noch des Näheren darauf einzugehen.

Dass durch diese Versuche die Vertheidiger einer Wasseraufnahme behufs der Ortsveränderung der Lamellibranchier vollkommen aus dem Sattel gehoben werden, leuchtet von selbst ein.

IX. Die Blutcirkulation während der Bewegung.

Es erübrigt jetzt noch die Art und Weise zu erörtern, wie das Blut aus dem Mantelsinus in den Fuß geschafft und umgekehrt bei einer Kontraktion desselben aus den Lakunen des Fußes zurück in das Mantelreservoir fließe. Wir sind dabei gezwungen auf ganz alte Beobachtungen zurückzugreifen, welche in den neuesten Arbeiten nicht mehr beachtet waren.

Es ist eine theoretisch unabweisliche und desshalb von vielen Forschern betonte Nothwendigkeit, dass die starke Ansammlung von Blutflüssigkeit im Fuße während dessen Turgescenz nur unter der Bedingung stattfinden könne, wenn irgend wo in den Blutbahnen eine mechanische Vorrichtung vorhanden wäre, welche die Bewegung des Blutes aus dem Eingeweidesack in andere Körpertheile aufhebe. Bei dem bedeutenden hydrostatischen Drucke, wie er im angeschwellten Fuße herrscht, darf man wohl eine sehr starke Klappeneinrichtung vermuthen, welche die Aufstauung des Blutes in den Lakunen des Lokomotionsorganes begünstigt.

Nun hat schon Keber (l. c. p. 50) an der Stelle, wo die große Fußvene aus dem Eingeweidesacke in den großen Venenbehälter der Niere übertritt, einen kleinen Muskel nachgewiesen, welcher wie ein Vorhang die Verbindung beider Gefäße durch seine Kontraktion aufheben kann. Dieser Muskel ist durch Präparation leicht nachzuweisen und Langer hat denselben wenige Jahre später beschrieben und genauer abgebildet. Allein er verschweigt nicht die Bedenken, welche die Behauptung Keber's ihm erregte, dass nämlich durch die Kontraktion dieser »Venenschleuse« dem im Fuße sich ansammelnden Blute die Rückkehr durch Niere und Kiemen zum Herzen verwehrt werde. Denn die Zartheit und geringe Dicke sowohl des Muskel als der Membran, welche durch ihn vor die Venenmündung gespannt wird, lässt die Resistenz derselben gegen den Blutdruck im Fuße wenig wahrscheinlich erscheinen. Um so wichtiger ist die Beobachtung Langer's (l. c. p. 38), dass bei der leben-

den Muschel, auch wenn der Muskelfaden durchschnitten ist, auf Reiz die Öffnung der Fußvene sich verengt.

Dies gab den Fingerzeig für die weitere Untersuchung und als ich an einer Querschnittserie durch eine ganze Anodonta diese Stelle näher ins Auge fasste, erkannte ich deutlich, dass an der Kommunikation zwischen Nieren- und Fußvene ein starker ringförmiger Muskel liegt, welcher durch seine Kontraktion dem Blute den Weg in die Niere abschneidet und stark genug erscheint, um auch größerem Drucke Widerstand zu leisten. Ich bezeichne diesen Sphinkter fernerhin als »Keber'sche Venenklappe«, um dem Scharfblicke des Mannes, welcher schon vor langer Zeit einen richtigen Einblick in den Muschelleib sich verschafft hatte, ein ehrendes Denkmal zu setzen.

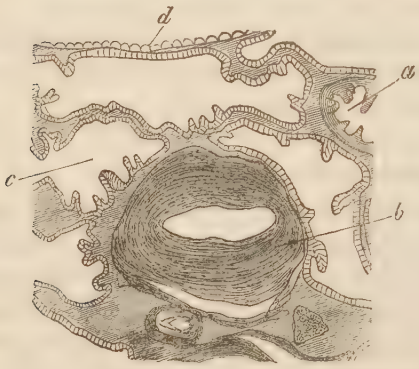

Fig. 5. Die Keber'sche Klappe von Anodonta cellensis.

a, Nierenspritze; *b*, Sphinkter der Keber'schen Klappe; *c*, Nierenhöhle; *d*, untere Perikardialwand.

Kontrahirt sich die Venenklappe, dann kann das Blut aus dem Fuße nicht mehr in die Niere zurückfließen, während vom Herzen durch die vordere Aorta stets neues Blut in den Fuß eingepresst wird. Die Blutflüssigkeit staut sich in den Fußlakunen und treibt im Zusammenhange mit einer gleichzeitigen Erschlaffung der Längsmuskeln und Kontraktion der Quermuskulatur den Fuß aus dem Schalenraume hervor. Die Venenklappe ist also die wichtigste anatomische Vorrichtung im Körper der Muscheln, welche das An- und Abschwellen des Fußes bedingt[1].

Aber nachdem die Venenklappe abgeschlossen wurde, fließt ja kein Blut mehr aus dem Fuße in die Nierenvene zurück, der Kiemenkreislauf wird nothwendigerweise aufhören und wenn der Verschluss der Klappe lange dauerte, so würde das Herz schließlich keine neue Blutzufuhr erhalten und wegen des aufhörenden Gegendruckes das Blut aus

[1] Nimmt man Thiere mit ausgestrecktem Fuße (es sind dazu Unionen eher zu empfehlen als Anodonten) aus dem Wasser und klemmt die Schalen zusammen, ehe noch der Fuß Zeit hatte, gänzlich im Schalenspalte zu verschwinden, dann kann man durch abwechselndes Nachlassen und wiederum durch Steigerung des Druckes auf die Schalen den Fuß weiter aus der Schale hervortreiben. Dieser Versuch beweist schlagend, dass das Ausstrecken des Muschelfußes wirklich durch eine Verschmälerung des Gebildes und das Vorpressen des Blutes gegen die Schneide hervorgerufen wird.

dem Fuße vielleicht sogar durch die Aorta zurücksteigen. Gegen diese das Leben der Muscheln gefährdende Möglichkeit hilft jedoch das im Mantelsinus angesammelte Blut und der dort entstehende Kreislauf.

Sobald das Thier seinen Fuß ausstrecken will und desshalb die Venenklappe absperrt, beginnt das Herz mit größerer Volumenausdehnung zu pulsiren, um das Blut schnell in den Fuß zu schaffen und da der Blutstrom aus Niere und Kiemen spärlicher wird, setzt sich die Saugwirkung des Herzens stärker in die Gefäße des Mantels fort und führt die in den Mantelreservoirs aufgespeicherte Blutmasse aktiv in die Cirkulation ein.

Es sind seit Langem die Wege bekannt, auf welchen das geschehen kann.

Einmal mündet die hintere Mantelvene vor dem Schließmuskel beiderseits in die knäuelförmigen Windungen des Bojanus'schen Organes und führt hier Blut für den Kiemenkreislauf ein.

Anderntheils hat Langer nachgewiesen, dass die Venen des centralen Manteltheiles direkt in die Vorhöfe des Herzens selbst einmünden. Da nun, wie wir schon oben bemerkten, das Blutreservoir des Mantels gerade in diesen Gegenden seine Ausbreitung hat, so kann durch die Herzthätigkeit immer neues Blut aus dem Mantelsinus eingesaugt und in den Fuß gepresst werden. Auch ist die innere Lamelle des Mantelblattes längs der Linie, wo sie mit der äußeren Lamelle des äußeren Kiemenblattes verwachsen ist, von zahlreichen Lücken durchbrochen, durch welche das Mantelblut direkt in die Kiemenvene und so in den Vorhof gelangen kann.

Trotzdem die Venenklappe jetzt verschlossen ist, findet doch eine Cirkulation auch in den Nieren- und Kiemengefäßen statt, indem das Blut aus den hinteren Mantelvenen in die Gefäße des gewundenen Nierenabschnittes fällt.

Die Herzthätigkeit kann daher unter keinen Umständen einen Stillstand erleiden, selbst wenn die Turgescenz des Fußes in infinitum währen sollte.

Nachdem durch den Verschluss der Venenklappe die Blutcirkulation durch den Fuß gewissermaßen ausgeschaltet wurde, tritt ein anderer Kreislauf in Thätigkeit. Das Herz schickt durch die hintere Aorta Blut in die beiden hinteren Mantelarterien und an den hinteren Schließmuskel, in den dort gelegenen Mantellakunen sammelt sich das Blut an und wird dann entweder auf dem Umwege durch die äußere Kiemenvene oder direkt in den Vorhof zurückgeleitet. Eben so gelangt ein Theil des in die vordere Aorta gepressten Blutes am vorderen Schließmuskel in die beiden Mantelarterien, welche sich in die Kranzgefäße des Mantelrandes

fortsetzen und aus diesen direkt in den Vorhof zurück. Es bilden sich also zwei Kreise des Blutstromes, die vom Herzen in entgegengesetzter Richtung ausgehend am vorderen bezw. hinteren Schließmuskel umbiegen, um in das Herz zurückzukehren.

Durch Injektion überzeugt man sich leicht, dass der Blutstrom aus dem Mantelreservoir wirklich in der eben beschriebenen Weise zum Herzen verläuft, wenn man an der lebenden Muschel, deren Schalen künstlich klaffend gemacht wurden, durch Einstich durch die innere gegen den Schalenraum vorgewölbte Lamelle in das Mantelreservoir selbst gefärbte Flüssigkeit, z. B. Karminwasser, einspritzt.

Es ist übrigens zu bemerken, dass das Blut im Fuße nie sehr lange Zeit aufgestaut bleibt. In kürzeren oder längeren Zwischenräumen wird die Venenklappe geöffnet, die Muschel zieht ihren Fuß einigermaßen zusammen und treibt dadurch einen Theil des Blutes wieder in die Nierenvene zurück. Hierauf strömt durch eine stärkere Pulsation des Herzens das Blut in den Fuß ein und bewirkt seine Verlängerung. Große Anodonten lassen freilich den Fuß oft lange Zeit geschwellt, ohne dass eine Bewegung an ihm sichtbar würde, aber dann wird sich der nothwendige Gasaustausch leicht durch das Epithel hindurch vollziehen, da die Blutlakunen auf große Strecken hin direkt unter diesem verlaufen. Wenn es sich um größere Ortsbewegungen handelt, so erkennt man leicht, wie jedes Mal, nachdem die Muschel um eine Fußlänge vorgerückt ist, der Fuß sich zum größten Theil in den Schalenraum zurückzieht und eine Abschwellung des Bewegungsorganes erfolgt. Erst allmählich verlängert sich derselbe wieder und wird durch erneute Blutzufuhr auf die frühere Turgescenz zurückgeführt. Zur Beobachtung dieser Verhältnisse sind vorzüglich die durchsichtigen Embryonen aus der Bruttasche von Cyclas zu empfehlen und die langsamen wurmförmigen Bewegungen des sich eben ausstreckenden Fußes werden Jedermann überzeugen, dass diese nur Folge eines Einpressens von Blut in das Lokomotionsorgan sind, aber nie und nimmermehr von einer Wasseraufnahme durch Pori bedingt seien.

Zieht nun die Muschel ihren Fuß vollständig in die Schale zurück, um ihn danach nicht mehr zu schwellen, so läuft das aufgestaute Blut durch die nunmehr weitgeöffnete Venenklappe in den Centralvenenstamm des Körpers und von da in die Nierengefäße ab. Dieser Theil des Blutes fällt, nachdem die Niere passirt ist, in längst bekannter Weise in die Kiemenarterien, vollendet den Athmungskreislauf und gelangt ins Herz. Die größere Masse jedoch verläuft, da bei der schnellen Entleerung des Fußes die Nierengefäße bald erfüllt sind, durch den ganzen Venensinus, tritt durch die Spalte zwischen den beiden Rückziehmuskeln

des Fußes und fällt in einen großen Blutsinus, der an der vorderen und unteren Seite des hinteren Schließmuskels gelegen ist und weil er das hintere Kiemenganglion umfasst, als Blutsinus des hinteren Ganglions bezeichnet werden soll. Dieser Blutsinus hat seitliche Öffnungen, welche direkt in die großen Blutreservoire des Mantels führen; er vermittelt also die direkte Verbindung des Venensinus der Niere mit dem Mantelblutraum und bietet dem rückströmenden Blut einen geraden Weg in das Reservoir.

Langer (l. c. p. 35) hat schon diese Verlängerung der Nierenvene bis zum hinteren Schließmuskel gesehen, jedoch ihre Bedeutung nicht erkannt. Man kann sich aber durch den Versuch leicht überzeugen, dass der Weg des Blutes, welches aus dem sich kontrahirenden Fuße hinausgetrieben wird, wirklich in der angegebenen Weise verläuft. Nur ist es Bedingung zum Gelingen des Experimentes, dass man dem lebenden Thiere keine Verletzung zufüge, am wenigsten darf man dasselbe aus der Schale lösen, da hierbei trotz der größten Vorsicht gewöhnlich Zerreißungen der äußeren Mantellamelle, welche an der unteren Kante des Schließmuskels ansetzt, nicht vermieden werden können. Man lässt also das Thier ruhig in der Schale und bringt durch den eingeklemmten Holzkeil dieselben künstlich zum Klaffen. Der Fuß ist nun vollkommen entleert und die Hälfte des Körperblutes steht im Mantelbehälter. Um daher der Injektionsmasse den Weg zu öffnen, muss man die Mantelreservoire vorher durch Einschnitt entleeren; dann sticht man mit der Injektionsspritze in den Fuß ein. Je nachdem das Thier gelaunt ist, verschließt es entweder die Venenklappe und der Experimentator füllt zunächst nur den Fuß mit der Injektionsmasse[1] bis zur größten Turgescenz, oder die Klappe ist geöffnet und die Injektion geht durch die Nierenvene in den Gangliensinus und den Mantel. Auch im ersten Falle erzielt man das gleiche Resultat, indem man nach der Injektion durch Reiz den geschwellten Fuß zur Kontraktion und das Thier zur Erweiterung der Venenklappe zwingt.

Während der Ruhe bleibt die Blutmasse im Mantel aufgespeichert und es lag der Gedanke nahe, an der Verbindungsstelle zwischen Gangliensinus und Mantelreservoir ebenfalls nach einer Verschlussvorrichtung zu suchen, wie sie an der Nierenvene gefunden ward. Sowohl makroskopische Präparationen dieser Stelle als Querschnittserien ergaben nur negatives Resultat.

Wie Injektionsversuche in den gefüllten Mantelsinus bezeugen, schlägt das Blut nie den umgekehrten Weg aus dem Mantel in den Gan-

[1] Ich hatte zu den Versuchen am lebenden Thiere nur Wasser verwandt, in welchem unlösliche Farbstoffe in feinster Vertheilung suspendirt waren.

gliensinus ein, sondern geht nur durch die Kiemenvene oder direkt durch den Vorhof in die Cirkulation zurück.

Bei den mit Siphonen versehenen Muscheln, von welchen ich nur Cyclas eingehender studiren konnte, sind die Verhältnisse etwas andere. Die Verbindung zwischen dem Gangliensinus und dem Mantel ist deutlich zu erkennen und weit geöffnet, sobald die Siphonen im Schalenraume eingezogen sind. Der Verbindungskanal liegt vor dem hinteren Schließmuskel, dessen vordere Fläche die hintere Wand desselben begrenzt; aber die vordere Wandung der die beiden Bluträume verbindenden Öffnung wird durch einen Muskel gebildet, der sich an der Schale dicht vor dem hinteren Schließmuskel inserirt und dann in die Wandung des Sipho übergeht. Seine Fasern sind Längsfasern und er ist der eigentliche Retractor siphonis. Von dem Kontraktionszustande dieses Muskels hängt der Verschluss oder das Offenstehen des Verbindungskanales ab. Ist der Muskel ausgedehnt, d. h. sind die Siphonen aus der Schale herausgestreckt, so ist die Verbindung zwischen Gangliensinus und Mantelreservoir vollkommen aufgehoben, da diese geradezu zusammengequetscht wird.

Eine besondere Bedeutung für die Blutcirkulation hat das nicht, dieser Verschluss dient eben dazu den Rücktritt des Blutes aus dem geschwellten Sipho in den Gangliensinus zu verhindern. Die Siphonen werden, wie die Beobachtung lehrt, jedes Mal früher eingezogen, als der Fuß, und die Öffnung des Gangliensinus in den Mantelblutraum steht dann längst offen, bis das Blut aus dem Fuße in den Gangliensinus gelangt.

Noch bleibt hervorzuheben, welche Bedeutung die Thatsache besitze, dass gerade an dem hinteren Ganglion der große Blutsinus liegt, welchen das rückströmende Blut passiren muss, um in den Mantel zu gelangen. Von dem Kiemenganglion gehen nämlich zwei Nervenfäden nach vorn ab, die als Nervi cardiaci bis zum Herzen zu verfolgen sind. Sie wirken lediglich beschleunigend auf die Herzthätigkeit und ihre Durchschneidung verringert die Zahl der Herzpulsationen[1]. Wenn nun das Blut aus dem Fuße durch den Gangliensinus in den Mantel fließt, so wird jedenfalls die Thätigkeit dieser Nerven ausgelöst und wie die direkte Beobachtung zeigt, schlägt dann das Herz viel schneller, während dessen Pulsationen sich verlangsamen, sobald die Venenklappe wieder verschlossen ist und kein Blutstrom in den Gangliensinus gelangt.

Das Ösophageal- und Fußganglion hat auf die Herzthätigkeit keinen Einfluss.

[1] E. Yung, De l'innervation du coeur et de l'action des poisons chez les Mollusques Lamellibranches. Arch. zool. expér. 1881. Tom IX. p. 421.

Das sorgfältige Studium der Organisation des Muschelleibes zeigt also, welch einfacher Natur die Vorrichtungen sind, welche die merkwürdige Fähigkeit des An- und Abschwellens einzelner Körpertheile den Lamellibranchiern verleihen. Zuvörderst spricht der kolossale Blutreichthum jener Thiere gegen die Annahme, es solle von außen her Wasser behufs der Schwellung aufgenommen werden und die Beobachtung, dass eine Höhlung des Körpers sich vom Blute entleert, während die andere, z. B. der Fuß, sich prall damit anfüllt, lehrt unzweifelhaft: die Veränderung einzelner Theile des Muschelkörpers ist nicht die Folge einer Volumenänderung des ganzen Thieres, sondern folgt aus der Dislokation des Körperblutes, wodurch nach dem Willen der Muschel bald diese, bald jene Bezirke der Blutlakunen stärker erfüllt und die betreffenden Körpertheile in den Zustand der Erektion versetzt werden. Die reich entwickelte Muskulatur, die sich in Muskelpartien von der verschiedensten Verlaufsrichtung gliedert, die im Blutgefäßsystem angebrachten Klappen sind die mechanischen Ursachen dieser Erscheinung.

Die Wasseraufnahme hat nach diesen Darlegungen alle Berechtigung verloren, als dass man sie für einen wichtigen Lebensvorgang des Muschelorganismus bezeichnen dürfte. Sie ist ganz überflüssig geworden und wird hoffentlich bald aus der Diskussion verschwinden.

X. Wasseraufnahme durch das Bojanus'sche Organ.

Ältere Untersuchungen hatten früher zu der Behauptung Anlass gegeben, es möge auch das Bojanus'sche Organ die Wasseraufnahme in das Blut vermitteln[1]. Allein je weiter die Erforschung dieses Organes vorschritt und je genauer dessen Struktur bekannt wurde, um so weniger ergaben sich sichere Anhaltspunkte für eine solche Funktion; die neueren Arbeiten sprechen einstimmig dagegen. Trotzdem ist es nicht möglich, schon jetzt eine allgemein plausible Darstellung der Bedeutung dieses Organes für den Muschelorganismus zu geben und man ist darauf angewiesen sich in Hypothesen zu versuchen. Ich will mich jedoch nicht auf solche einlassen, sondern nur einige Punkte hervorheben, welche mir gegen eine Wasseraufnahme zu sprechen scheinen.

Wenn Wasser in das Bojanus'sche Organ eindringen und durch den Wimpertrichter in den Herzbeutel gelangen soll, so muss jedenfalls irgend eine mechanische Einrichtung zu finden sein, welche gleich einer Saugpumpe wirken könnte. Eine solche wurde bis jetzt nicht gesehen, auch fehlen in der Wandung des Bojanus'schen Organes Muskelfasern,

[1] Vgl. Schimenz, l. c. p. 523.

welche den Hohlraum des Schlauches selbständig verengern oder erweitern könnten, um durch peristaltische Bewegungen Wasser einzuführen.

Eine Saugkraft, um das Wasser bis ins Perikard zu treiben, müsste sehr groß sein, da die stark erweiterungsfähigen[1] Wandungen des Bojanus'schen Organes sich durch den Wassereintritt stark ausdehnen und durch gegenseitigen Druck auf die verzweigten Hohlräume die Fortbewegung des Wassers ungemein schwierig gestalten würden. Das einfache Öffnen der Schale, wie Langer vermuthet, ist dafür unter keinen Umständen genügend.

Das Vorkommen von Parasiten im Herzbeutel und rothbraunen Mantelorgan wurde ebenfalls als Beweis für die Wasseraufnahme gedeutet. Die von Langer im rothbraunen Organe gefundenen Eier von Hydrochares sind aber unzweifelhaft aus den Gefäßen des Mantels dorthin gekommen; denn sowohl Querschnitte durch die Mantellamellen, wie die Untersuchung des ganzen Mantellappens unter dem Mikroskope bezeugen, dass die Eier wirklich von der Mantelhöhle aus in den Mantel eingebettet werden und zwar findet man eine so große Anzahl von Eiern, dass es durchaus nicht unmöglich erscheint, wenn einige durch den Blutstrom an andere Theile des Körpers geführt werden.

Die Anwesenheit des Aspidogaster im Herzbeutel braucht man nicht nothwendig so zu erklären, dass derselbe vom Wasserstrome durch die Niere ins Perikard getragen worden sei; er kann auch mit Hilfe seiner Saugnäpfe durch die Niere gewandert sein. Ferner kommt der Aspidogaster nicht allein in der Niere und im Herzbeutel, sondern häufig auch in der Leber und noch tiefer im Parenchyme der Muscheln vor[2], so dass er auch auf anderem Wege als durch die Niere in den Herzbeutel gekommen sein kann.

Die Frage, ob Wasser durch die Niere aufgenommen werde, wird nur dann ihrer endgültigen Lösung entgegengeführt, wenn man über die Bedeutung des Nierentrichters klar ward. Dieser ist uns bis jetzt nur nach seinem anatomischen Bau bekannt, während über seine Funktion bislang nur Hypothesen aufgestellt wurden.

Die Annahme Carrière's, dass das Herz schlechtes Blut ins Perikard ausschwitze, welches durch den Nierentrichter entfernt werde, ist nicht recht plausibel, da das Blut doch vorher durch die Niere strömte. Nur

[1] Griesbach, Über den Bau des Bojanus'schen Organes der Teichmuschel. Arch. für Naturgesch. 1877. p. 76. Anm.

[2] H. Aubert, Über das Wassergefäßsystem, die Geschlechtsverhältnisse, die Eibildung und Entwicklung des Aspidogaster conchicola. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. VI. p. 350—351.

eine einzige Beobachtung liegt vor, woraus man auf einen Flüssigkeitsstrom aus der Niere durch den Trichter in das Perikard schließen dürfte; Semper[1] sah bei Pinna aufgelöste Konkretionen aus der Niere ins Perikard kommen. Allein bis jetzt wurden diese Thatsachen noch nicht näher untersucht, so dass ein Urtheil über diesen Process nicht möglich ist.

Aber jedenfalls sind die hier zusammengestellten Beobachtungen nicht genügend, um die Wahrscheinlichkeit aufrecht zu erhalten, dass wirklich durch die Niere Wasser dem Blute beigemengt würde.

Man spricht auch von einem Wasserauswurf aus der Niere, welcher eintritt, wenn das Thier rasch seinen Fuß zwischen den Schalen birgt und betrachtete ihn als die direkte Abgabe des Wassers, welches die Muschel bei der Schwellung des Fußes aufgenommen habe. Allein so weit ich die Litteratur durchforschte, als auch selbst das lebende Thier untersuchte, niemals gewann ich einen Anhaltspunkt, der sicher bewiesen hätte, dass aus dem Bojanus'schen Organe Wasser in größerer Menge ausgeworfen sei. Die bekannten Wasserstrahlen aus dem Athem- und Kloakensipho sind jedenfalls nur auf das Wasser zurückzuführen, welches bei der Kontraktion des Fußes aus dem verminderten Schalenraum ausgestoßen wird. Denn wenn Muscheln im Trocknen ihren ausgestreckten Fuß auf Reiz kontrahiren, dann sieht man keinen Wasserauswurf an jenen Stellen.

Eben so wenig geben die anatomischen Verhältnisse, die Anordnung der rückführenden Venen, einen Fingerzeig, welcher uns den Weg, wie das Blut schnell in die Nierenhöhlung gelangt, wahrscheinlich machen könnte.

XI. Die Intercellulargänge.

Als ein dritter Weg für die Wasseraufnahme werden die von Leydig zuerst am Fuße von Cyclas cornea beschriebenen Intercellulargänge aufgefasst. Wenn man den Fußrand einer jungen aus der Bruttasche genommenen Muschel scharf ins Auge fasst, so sieht man zwar zwischen den Epithelzellen hellere Streifen verlaufen, welche wohl den Eindruck von Kanälen machen. Allein ich konnte mich bis jetzt nicht überzeugen, ob ich wirkliche Kanäle vor mir hatte oder ob diese hellen Bänder nicht vielleicht nur optische Täuschungen seien. Kollmann, Griesbach und Nalepa plaidiren zwar für das Vorhandensein der Intercellulargänge im Epithel, während Carrière und Schimenz (l. c. p. 528) das Gegentheil zu erweisen trachten. Ich will darum keinen Entscheid über diesen

[1] Zoolog. Aphorismen. Zeitschr. f. w. Zool. 1872. Bd. XXII. p. 347.

Streitpunkt geben, und die Möglichkeit ihrer Existenz am Muschelfuße offen halten, um nur auf die Folgerungen einzugehen, welche man aus ihrem Vorhandensein gezogen hat.

Auch hier glaubte man mit der Entdeckung eines Kanales, der zwischen dem äußeren Medium und den Bluträumen ausgespannt ist, zugleich den Nachweis geliefert, dass nothwendig das Wasser durch den Kanal laufe. Man vergaß, dass das Wasser in die engen Röhren zwar eindringen kann; aber unter keinen Umständen wird dasselbe an der inneren Mündung in die Bluträume überfluthen. Damit ein derartiges Resultat erzielt würde, müsste jedenfalls irgend welche Druck- oder Saugvorrichtung an den Intercellularräumen angebracht sein. Aber für diese Forderung finde ich in den thatsächlichen Verhältnissen keine Unterstützung. Nun könnte man freilich annehmen, dass durch die absorbirende Thätigkeit der den Intercellularraum begrenzenden Epithelzellen eine Bewegung des Wassers in den Gängen hervorgerufen werde und das Wasser erst auf dem Umwege durch die Epithelzellen in die Blutlakunen gelangte. Jedoch ist dann nicht einzusehen, warum nicht die freie im Wasser badende Fläche der Zellen direkt das Wasser absorbire.

Durch vorhergehende Betrachtungen habe ich gezeigt, dass das Wasserbedürfnis der Muscheln nicht so groß ist, als man gewöhnlich glaubt; der unaufhörlich durch den Darm streichende Wasserstrom reicht vollkommen aus, auch größere Flüssigkeitsverluste auszugleichen, so dass man nicht bei den Intercellulargängen seine Zuflucht zu suchen braucht.

Ich komme also zu dem Schlusse: Bei den Lamellibranchiaten findet eine Wasseraufnahme weder durch Pori aquiferi, noch durch das Bojanus'sche Organ, noch durch Intercellulargänge statt. Das einzige Organ, welches Wasser aufnimmt, ist der Darmkanal dieser Thiere.

XII. Über Wasseraufnahme bei anderen Abtheilungen der Mollusken.

Bei den Gasteropoden zeigt sich dieselbe merkwürdige Erscheinung, dass die Thiere ihren Fuß aus dem Gehäuse weit hervorzustrecken und fast zur Durchsichtigkeit mit Flüssigkeit zu erfüllen vermögen, darauf aber denselben nach Reiz im Schalenraume bergen. Dabei sieht man Flüssigkeit aus der Niere abfließen und eine erhöhte Schleimsekretion. Wir finden also in dieser Abtheilung der Mollusken die gleichen Grundphänomene bei der Bewegung des Fußes, wie bei den Muscheln und es darf nicht Wunder nehmen, dass man dafür analoge Erklärungsversuche anstellte.

Das von Delle Chiaje zuerst beschriebene Wassergefäßsystem der Schnecken, dessen Anfüllung den Grad der Fußschwellung direkt bestimmen sollte, ist jedoch mit dem Fortschritte der Untersuchungen mehr und mehr zurückgedrängt worden und selbst die letzten Spuren der alten Lehre, die Wasserporen am Fuße der Schnecken haben durch die Untersuchungen Carrière's[1], von Ihering's[2] und Nalepa's[3] einen gewaltigen Stoß erhalten. Dagegen gab Schimenz die Nachricht, dass er am Fuße von Natica josephina Pori aquiferi aufgefunden habe, welche bei geringer Größe mit kräftigen Schließmuskeln versehen sind[4].

Ich will mich nicht unterfangen, gegen die Versuche von Schimenz eine abfällige Kritik zu liefern, da ich die von ihm beschriebenen Verhältnisse noch nicht an lebenden Thieren untersuchen konnte, obwohl ich lebendes Material aus Neapel verschrieben hatte.

Man darf auch nicht von vorn herein die bei den Muscheln beobachteten Erscheinungen auf die Schnecken übertragen. Die Muscheln erzielen die Schwellung des Fußes durch Formveränderung des Körpers und Dislokation der Blutmenge; aber die Schnecken scheinen zu dem Behufe wirklich ihr Volumen zu vergrößern. Denn lässt man eine gewöhnliche Helix pomatia längere Zeit der Verdunstung ausgesetzt, und giebt ihr nachher Wasser, so nehmen sie so viel Wasser auf, dass der mächtig geschwellte Fuß trotz sehr starken Reizes nicht mehr in die Schalen zurückgezogen werden kann. Ob jedoch bei den Pulmonaten das Wasser durch Poren am Fuße aufgenommen werde, scheint nach den Beobachtungen Gegenbaur's[5] und Nüsslin's[6] wenig wahrscheinlich; ich konnte sehr wasserarme Schnecken in starke Schwellung gerathen lassen, wenn ich sie für einen größeren Zeitabschnitt in einen Raum brachte, der mit Wasserdampf gesättigt war.

Es bedarf also noch größerer Untersuchungen, welche auf alle Abtheilungen der Gasteropoden ausgedehnt werden müssen, um die Wasseraufnahme durch Pori hier sicher zu stellen.

Ein kurzer Blick auf die neuesten Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden möge zeigen, dass die früher aufgestellte Behauptung von einer Wasseraufnahme dieser Thiere durch die Niere den genaueren Experimenten nicht mehr Stand halten kann. Die In-

[1] Fußdrüsen der Prosobranchier.

[2] Über Hautdrüsen und Hautporen der Gasteropoden. Zool. Anz. I. p. 274.

[3] Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzungsber. der k. Akademie Wien. Bd. LXXXVII. 1. Abth. 1883.

[4] Schimenz, l. c. p. 538.

[5] Grundriss der vergl. Anatomie. 2. Aufl. p. 544.

[6] Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. p. 41.

jektionsversuche von Joliet [1] und Schimenz (l. c. p. 524—527) beweisen unwiderleglich, dass Niere und Herzbeutel nur die Ausscheidung einer Flüssigkeit aus dem Blute besorgen.

Schließlich bei den Cephalopoden waren zuerst von Krohn [2] Kanäle beschrieben worden, welche eine direkte Kommunikation der Genitalkapseln mit dem Harnsacke vermitteln. Die Bedeutung dieser auf ihrem Verlaufe mit mannigfachen Erweiterungen (Zellen) und Abzweigungen versehenen »Wassergefäße« suchte Krohn in einer Wasseraufnahme durch dieselben, welche durch Umspülung der inneren Organe »für die Unterhaltung der Lebensprocesse von höchst wichtigem, wenngleich nicht völlig ins Klare gestelltem Einflusse ist«.

Durch die ausführlichen Untersuchungen von Brock und Vigelius wurde dann das anatomische Verhalten der Wasserkanäle vollkommen klar, aber ihre physiologische Funktion blieb fernerhin noch im Dunkeln. Der Einzige, welcher die Entscheidung über die problematische Wasseraufnahme experimentell zu liefern suchte, ist Dr. Léon Frédericq [3] und da dessen Arbeit gänzlich unbekannt zu sein scheint, will ich ein kurzes Referat hierher setzen.

Nach seinen Untersuchungen spricht die hohe Dichtigkeit des Blutes und sein enormer Reichthum an festen Bestandtheilen von vorn herein gegen die Möglichkeit, dass dasselbe mit Meerwasser verdünnt sei. Ferner beweist der hohe Blutdruck, welcher in der Aorta ungefähr 8 cm Quecksilber beträgt und die anatomische Untersuchung der Blutbahnen, dass nirgends die Blutgefäße nach außen geöffnet sind. Weder Injektionen der Blutgefäße, noch Erfüllung der Wasserkanäle mit gefärbter Flüssigkeit geben einen Hinweis auf die Verbindung beider Kanalsysteme.

Die in den Wasserzellen enthaltene Flüssigkeit ist nicht Meerwasser; denn dasselbe kann niemals von außen her in die Zellen eindringen, da die Öffnung gewöhnlich fest verschlossen ist; die Flüssigkeit ist vielmehr ein Abscheidungsprodukt der Venenanhänge und ist dazu bestimmt, aus dem Körper entfernt zu werden. Frédericq beschreibt, dass er selbst den Auswurf der dem Urin zu vergleichenden Flüssigkeit öfters beobachtet habe.

Die chemische Analyse dieser Flüssigkeit lieferte dann den deutlichen Nachweis von Guanin.

[1] Sur les fonctions du sac renal chez les Hétéropodes. Comptes rendus 1883. Tom 97. No. 20.

[2] Müller's Archiv. 1839. p. 353.

[3] Recherches sur la physiologie du Poulpe commun (Octopus vulgaris). Arch. zool. exper. VII. 1878. p. 535—583.

Nach diesen Ergebnissen dürfte es wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass eine Wasseraufnahme bei Cephalopoden eben so wenig existirt, als bei den Lamellibranchiern.

Résumé.

1) Die Pori aquiferi am Fuße der Muscheln sind entweder Drüsenmündungen oder Kunstprodukte.

2) Folglich kann durch sie eine Kommunikation des Blutgefäßsystems mit dem Wasser nicht vermittelt werden.

3) Die Wasserstrahlen, welche bei der Kontraktion aus dem Muschelfuße entweichen, sind nicht normale Lebensäußerungen, sondern pathologische Erscheinungen.

4) Selbst wenn Pori vorhanden wären, könnten sie aus mechanischen Gründen nicht funktioniren.

5) Die Wasseraufnahme hat für die Unterhaltung des Athmungsprocesses und für die Unterstützung der Schalenbildung keine Bedeutung.

6) Die den Muscheln eigene Blutmenge reicht hin, den Fuß in den Zustand der größten Schwellung zu versetzen.

7) Während der Ruhe ist das Schwellungsblut in den Mantelreservoiren aufgespeichert.

8) Die Schwellung des Fußes erfolgt nach dem Verschlusse der starken Keber'schen Klappe durch Aufstauung des Blutes in den Fußlakunen und gleichzeitiger Erschlaffung der Muskulatur.

9) Bei der Erektion des Muschelfußes findet keine Volumenänderung des ganzen Thieres, sondern nur eine Volumenänderung einzelner Körpertheile statt, durch Dislokation des Körperblutes.

10) Die Wasseraufnahme durch Niere und Intercellulargänge ist nicht sicher bewiesen.

11) Auch andere Klassen der Mollusken wurden durch neuere Untersuchungen von der Wasseraufnahme direkt in die Blutgefäße befreit.

12) Die Lamellibranchiaten bedürfen keiner Wasseraufnahme.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.